

R. ANTHONY

ANATOMIE COMPARÉE DU CERVEAU





GASTON DOIN & CIE
— ÉDITEURS A PARIS —

ANATOMIE COMPARÉE
DU
CERVEAU

DU MÊME AUTEUR

A LA MÊME LIBRAIRIE

Du sternum et de ses connexions avec le membre thoracique dans la série des Mammifères. Un vol. 237 pages, avec 3 figures et 6 planches. Paris, O. Doin, 1898.

Le déterminisme et l'adaptation morphologiques en biologie animale. Première partie : Déterminisme morphologique et morphogénie *(Archives de Morphologie générale et expérimentale)*. Un vol. 374 pages, avec 129 figures. Paris, G. Doin, 1922.

LEÇONS SUR LE CERVEAU

(COURS D'ANATOMIE COMPARÉE DU MUSÉUM)

ENCÉPHALE ENVISAGÉ DANS SON ENSEMBLE. TÉLENCÉPHALE

PAR

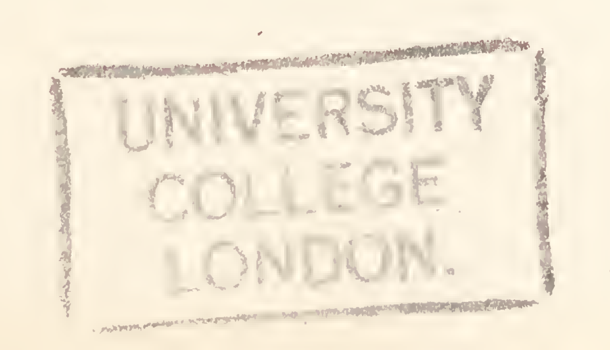
R. ANTHONY

PROFESSEUR AU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
ET A L'ÉCOLE D'ANTHROPOLOGIE.
DIRECTEUR A L'ÉCOLE DES HAUTES ÉTUDES,
SECRÉTAIRE GÉNÉRAL DE LA SOCIÉTÉ D'ANTHROPOLOGIE DE PARIS.

Avec 234 figures dans le texte

PARIS
LIBRAIRIE OCTAVE DOIN
GASTON DOIN et Cie, ÉDITEURS
8, PLACE DE L'ODÉON, 8

1928



Egregii Professoris L. MANOUVRIER

Amicus necnon Discipulus memor.

R. ANTHONY.

Parisiis — Apr. 30, 1927.

SOMMAIRE

LEÇONS SUR LE CERVEAU

(COURS D'ANATOMIE COMPARÉE DU MUSÉUM) (1)

ENCÉPHALE ENVISAGÉ DANS SON ENSEMBLE. TÉLENCÉPHALE (2)

PRÉLIMINAIRES

A. — Généralités sur le système nerveux : neurone ; système cérébro-spinal et système sympathique.

Le système nerveux est le substratum anatomique du dynamisme animal.

Son élément fondamental est la *cellule nerveuse* avec ses deux sortes de prolongements : les uns multiples, très ramifiés, hérissés de petites saillies, *prolongements protoplasmiques* ou

(1) Donné également en partie à l'École d'Anthropologie (chaire d'Anthropologie anatomique).

(2) Il est donc, pour le moment, seulement traité : 1° de l'encéphale envisagé dans son ensemble ; 2° du télencéphale, c'est-à-dire du cerveau proprement dit. L'un et l'autre, encéphale et télencéphale, ne sont, de plus, considérés que chez les Mammifères.

Le but principal poursuivi a été de conduire à mieux comprendre le cerveau des Primates en général et celui de l'Homme en particulier. Il en résulte : 1° que tout ce qui, dans l'anatomie du cerveau mammalien, ne fait pas absolument partie de ce programme précis a été laissé de côté de façon à peu près complète ; 2° que bien des notions classiques ou même banales de l'anatomie générale ont dû être rappelées au moins brièvement. A ce dernier point de vue pourtant, l'auteur ne s'est jamais cru astreint à des descriptions détaillées : tout ce que contiennent les traités classiques d'anatomie humaine est supposé connu des lecteurs de cet ouvrage, comme il l'a été des auditeurs des cours dont ce livre est la rédaction.

Je remercie vivement le professeur H.-V. Vallois et mon assistante, Mlle F. Coupin, de s'être donné la peine de relire mes épreuves.

dendrites (His) (1), et l'autre, unique (2), muni seulement de quelques ramifications collatérales et terminales, *prolongement cylindraxile* ou *de Deiters*, ou *axone*, ou *neurite*. C'est ce qu'on appelle le *neurone* (Waldeyer). Dans le neurone, la cellule est le centre, c'est-à-dire le seul élément actif ; les prolongements sont simplement des voies de conduction, les protoplasmiques étant toujours considérés comme *centripètes*, c'est-à-dire *cellulipètes*, et le cylindraxile comme *centrifuge*, c'est-à-dire *cellulifuge* [*Loi de polarisation des neurones* (Van Gehuchten, 1891, et, plus tard, Ramon y Cajal)] (Voir fig. 1).

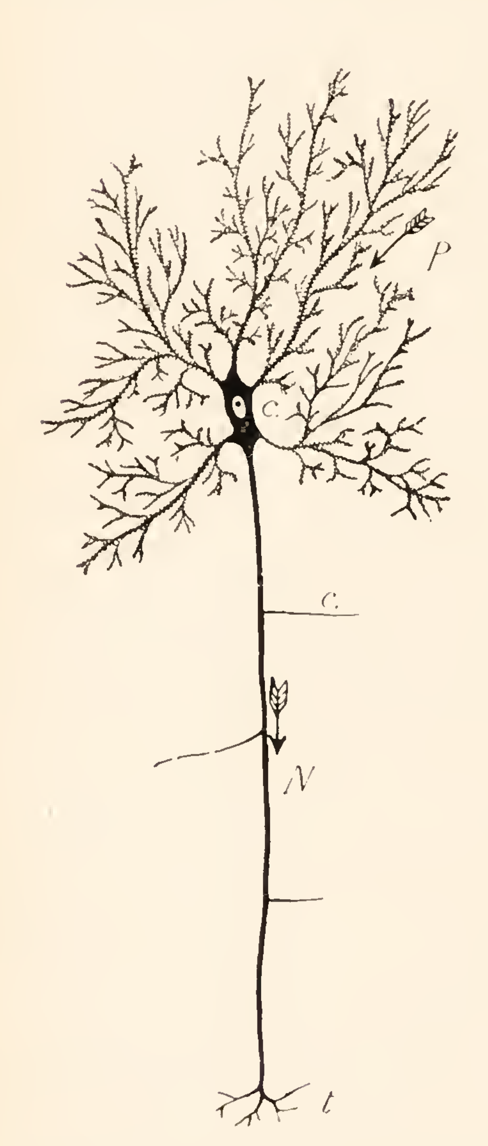


Fig. 1. — Schéma d'un neurone (cellule nerveuse avec ses prolongements). — C., cellule ; P., prolongements protoplasmiques ; N., prolongement cylindraxile avec ses ramifications collatérales (*c.*) et terminales (*t.*). Les flèches indiquent le sens de la conduction.

Nous ne nous arrêterons pas aux diverses formes décrites dans les classiques que peuvent présenter les neurones.

Par les extrémités libres de leurs prolongements enchevêtrés les uns avec les autres, les neurones sont en rapport de contiguïté ou de contact, transmettant les impressions subies par les organes sensoriels aux organes actifs, c'est-à-dire aux muscles et aux glandes.

(1) Les prolongements protoplasmiques peuvent manquer (cellules unipolaires : cellules amacrines de Cajal dans la rétine, cellules du noyau moteur accessoire du trijumeau dans le cerveau moyen. — Voir R. Collin dans la dernière édition du *Traité d'Anatomie humaine* de P. Poirier et A. Charpy, 1921, p. 90). On sait, d'autre part, que l'unipolarité des cellules des ganglions spinaux n'est qu'apparente (Voir fig. 2).

(2) Cajal a décrit pourtant, dans la couche la plus superficielle de l'écorce cérébrale, des cellules dont l'axone s'arborise à si peu de distance de son origine qu'elles pourraient être considérées comme possédant plusieurs axones.

Si les prolongements protoplasmiques sont cellulipètes et le prolongement cylindraxile cellulifuge, il s'ensuit nécessairement :

1° Que dans la communication de deux neurones, c'est toujours des prolongements de nom contraire qui sont en rapport;

2° Que les éléments constitutifs des nerfs sensitifs, dont les cellules sont placées dans les ganglions cérébro-spinaux (Voir fig. 2), doivent être interprétés, en tant qu'ils sont cellulipètes, comme des prolongements protoplasmiques, alors que les éléments constitutifs des nerfs moteurs ou glandulaires doivent être interprétés comme des prolongements cylindraxiles, parce que cellulifuges, et ceci en dépit de leur similitude structurale.

Il n'existe pas toujours, en effet, de différences anatomiques précises qui permettent de distinguer le prolongement protoplasmique et l'axone.

A l'intérieur des centres nerveux cérébro-spinaux (1), et aussi lorsqu'ils entrent dans la constitution des nerfs périphériques dépendant du système cérébro-spinal (nerfs moteurs), les axones sont, sauf aux extrémités de leurs ramifications, entourés d'une gaine de myéline ; cette gaine manque au contraire aux prolongements protoplasmiques situés à l'intérieur des centres nerveux; mais ceux-ci peuvent prendre ce caractère des axones lorsqu'ils sont situés en dehors des centres nerveux (fibres afférentes des ganglions spinaux, c'est-à-dire fibres constitutives des nerfs sensitifs).

Tel qu'on le décrit, en lui reconnaissant notamment deux sortes de prolongements de signification différente, le neurone n'est que l'expression d'une conception théorique; mais cette conception est la seule à la vérité qui soit capable de rendre compte du fonctionnement d'ensemble du système

(1) Exception : cellules du type II de Golgi.

nerveux. C'est à elle que nous sommes redevables des plus importants progrès que la neurologie a faits en ces dernières années.

Tout acte nerveux, si simple soit-il, exige l'intervention d'au moins deux neurones. On peut prendre comme exemple d'un circuit nerveux simple l'arc d'un réflexe médullaire sensitivo-moteur (Voir fig. 2).

Au tissu nerveux proprement dit (cellules et prolongements) s'ajoute, dans les centres, un tissu, composé, de cellules et de fibres, auquel on donne le nom de *névroglie* (Virchow), et qu'on considère généralement comme un simple tissu de soutien. Je n'insisterai pas sur la névroglie qui n'est pas, fonctionnellement parlant, un tissu nerveux, bien que, comme le tissu nerveux, elle dérive de l'ectoderme ; ce serait un tissu d'origine nerveuse, mais ayant perdu ses propriétés spécifiques.

On distingue chez les Vertébrés :

1° Le *système cérébro-spinal*, qui commanderait essentiellement aux fonctions de la vie animale ou de relation (sensibilité et mouvement).

2° Le *système sympathique*, qui serait plus proprement le régulateur des fonctions de la vie végétative ou organique.

Cette distinction est arbitraire : le système cérébro-spinal et le système sympathique sont, tant au point de vue anatomique qu'au point de vue physiologique, dans une étroite dépendance ; de plus, le second se développe aux dépens du premier. Il ne serait pas vrai de dire, en outre, que le premier répond exclusivement aux fonctions de la vie animale et que le second est seul à exercer une action régulatrice sur les fonctions de la vie végétative : outre que les connexions des deux systèmes empêchent que l'on prenne la distinction

au pied de la lettre, il faut observer que le *nerf pneumogastrique*, partie du système cérébro-spinal, correspond tout à la fois à des fonctions de la vie organique et à des fonctions de relation ; on sait que ses branches extrêmes se perdent dans le plexus solaire du sympathique.

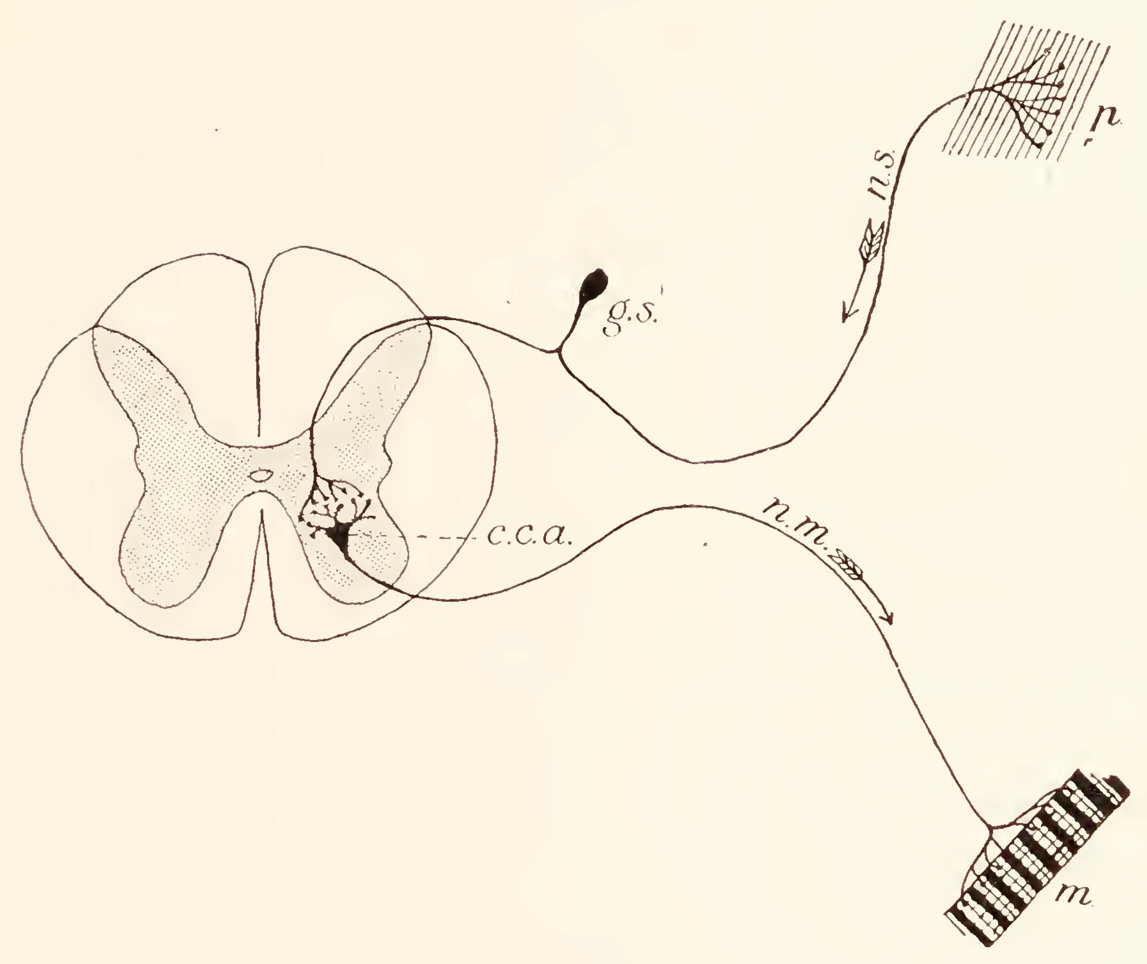


Fig. 2. — Schéma d'un circuit nerveux simple (réflexe médullaire sensitivo-moteur). — *p.*, peau ; *m.*, muscle ; *g.s.*, cellule d'apparence unipolaire d'un ganglion spinal ; *n.s,.* nerf sensitif ; *c.c.a.*, cellule de la corne antérieure de la moelle ; *n.m.*, nerf moteur. Les flèches indiquent le sens de la conduction.

Aussi bien en ce qui concerne le système cérébro-spinal que le système sympathique, on appelle *centres* les régions du système nerveux où se rassemblent les corps cellulaires, et *nerfs* les parties principalement composées de prolongements cellulaires, c'est-à-dire de voies de conduction. Il n'en est pas moins vrai qu'un centre comme le télencéphale est en très grande partie composé de prolongements cellulaires et qu'il est des nerfs qui présentent des amas de cellules (*ganglions*) disposés le long de leur trajet.

Si l'on fait abstraction de ces centres ganglionnaires rencontrés sur le trajet des nerfs du système cérébro-spinal ainsi que sur celui des nerfs du système sympathique, le terme de système nerveux central se trouve réservé à la partie axiale du système cérébro-spinal (*axe cérébro-spinal*, *névraxe*), c'est-à-dire la *moelle* et l'*encéphale*.

B. — Généralités sur l'axe cérébro-spinal (origine, subdivisions embryogéniques, caractères généraux de la paroi du tube nerveux chez l'adulte).

L'axe cérébro-spinal est la partie du système nerveux dont le développement est le plus précoce ; il donne secondairement naissance à tout le reste. Il résulte d'une transformation de l'ectoderme.

Fig. 3. — Représentation schématique des stades successifs (de haut en bas) du processus de formation du tube nerveux par entérocœlie.

Chez tous les Vertébrés, on constate, à un moment très précoce de la vie embryonnaire, un épaississement de la couche ectodermique de la ligne médiane du dos.

Au niveau de cet épaississement, se forme, chez les Mammifères et la plupart des autres Vertébrés, un sillon, une gouttière (*gouttière neurale*), qui, par la rencontre de ses bords, rencontre qui débute dans la région où sera plus tard le cerveau moyen pour progresser ensuite dans les deux sens, devient bientôt un canal (Voir fig. 3) d'abord ouvert à ses deux extrêmités (*neuropore antérieur* et *neuropore postérieur*), mais qui se ferme très rapidement. A ce processus, auquel on donne le nom d'*entérocœlie*, s'oppose celui qu'on observe chez les Poissons téléostéens et ganoïdes,

et où l'épaississement ectodermique, origine du système nerveux, se creuse secondairement d'une cavité par simple écartement des cellules (*schizocœlie*).

Le tube nerveux présente de bonne heure, bien avant que la gouttière soit complètement transformée en canal, deux segments bien distincts :

1° Un segment caudal allongé, de forme assez régulièrement cylindrique. Ce deviendra la *moelle* ;

2° Un segment céphalique plus court et renflé. Ce deviendra l'*encéphale*, c'est-à-dire la partie de l'axe cérébro-spinal contenue dans la boîte crânienne.

La formation de ces deux segments se constate au cours du développement ontogénique de tous les Vertébrés.

L'encéphale se montre au début, et toujours avant que la gouttière nerveuse soit complètement fermée, sous l'aspect de trois vésicules qui se suivent d'arrière en avant : *rhombencéphale* ou cerveau postérieur primitif, *mésencéphale* ou cerveau moyen, *prosencéphale* ou cerveau antérieur primitif (Voir fig. 4) (1). Elles sont séparées par des étranglements dont le postérieur, celui situé entre le rhombencéphale et le mésencéphale, est de beaucoup le plus marqué ; il correspond à l'extrémité

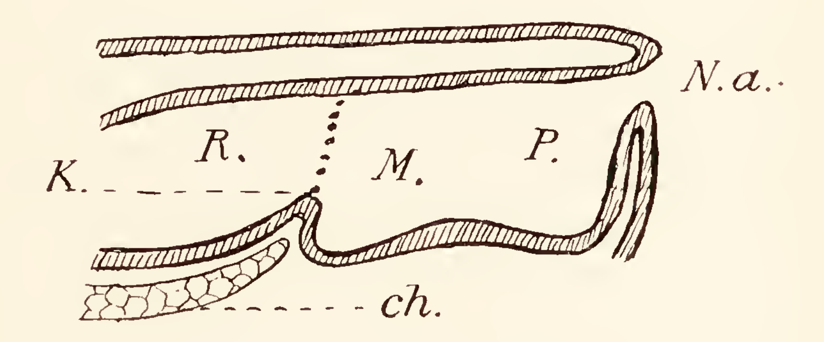


Fig. 4. — Extrémité antérieure du tube nerveux (stade à trois vésicules, les deux premières étant encore mal délimitées). — P., prosencéphale ; M., mésencéphale ; R., rhombencéphale ; K., pli de Kupffer ; N.*a*., neuropore antérieur ; *ch.*, chorde dorsale (schématique).

(1) Kupffer, se basant sur la précocité du pli auquel on a donné son nom, a cependant décrit un stade plus jeune et qui serait caractérisé par la présence de deux vésicules seulement, l'une correspondant au rhombencéphale et l'autre au mésencéphale et au prosencéphale encore réunis.

antérieure de la corde dorsale (*plica ventralis, pli de Kupffer*).

Par bourgeonnement latéral, et non pas par division ultérieure, le prosencéphale donnera, dès que la gouttière se sera transformée en tube, ou même auparavant, en avant, le *télencéphale* ou *cerveau proprement dit, cerveau antérieur définitif*, immédiatement constitué de deux vésicules, l'une droite, l'autre gauche (1) ; l'orifice, d'abord très large mais qui se rétrécit graduellement, par lequel chacune de ces vésicules communique avec le tube nerveux, s'appelle le *trou de Monro*. Après la formation des vésicules télencéphaliques, le prosencéphale prend le nom de *diencéphale* ou *thalamencéphale* ou *cerveau intermédiaire*. De même, mais par division cette fois, le rhombencéphale donnera le *métencéphale* ou *cerveau postérieur définitif* en avant, et le *myélencéphale* ou *arrière-cerveau*, en arrière. Le mésencéphale ne se subdivise pas. On aboutit ainsi à cinq vésicules définitives, dont la première (télencéphale) est double (Voir fig. 5, 6 et 7).

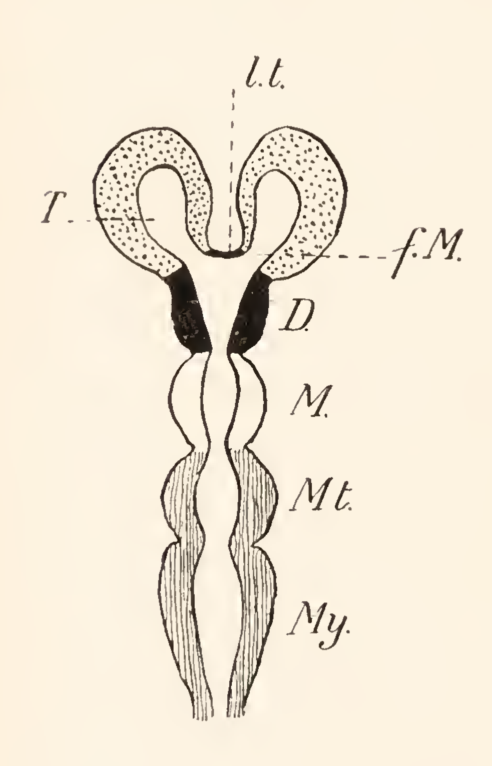


Fig. 5. — Schéma des cinq vésicules encéphaliques (vue dorsale). — *My.*, myélencéphale ; *Mt.*, métencéphale (en hachures) ; Me., mésencéphale (en blanc) ; D., diencéphale (en noir) ; T., télencéphale (en pointillé) ; *l.t.*, *lamina terminalis*, dépendance du diencéphale ; *f.M.*, trou de Monro.

Voici leur destination, au moins dans les principales lignes.

Le MYÉLENCÉPHALE donnera : la *moelle, allongée* ou *bulbe rachidien* avec sa *formation choroïdienne* qui en est le toit ; les *pédoncules cérébelleux inférieurs*.

(1) On décrit le plus souvent une partie médiane au télencéphale primitif, mais cette description semble plutôt exprimer une conception théorique sollicitée par un esprit de symétrie que répondre à la réalité des faits. C'est aussi l'opinion d'A. PRENANT dans la dernière édition du *Traité d'Anatomie humaine* de P. POIRIER et A. CHARPY (p. 14, 1921).

Le MÉTENCÉPHALE donnera : le *cervelet*, les *pédoncules cérébelleux supérieurs* et *moyens*, la *protubérance annulaire* ou *pont de Varole*.

Le MÉSENCÉPHALE donnera : les *tubercules quadrijumeaux*

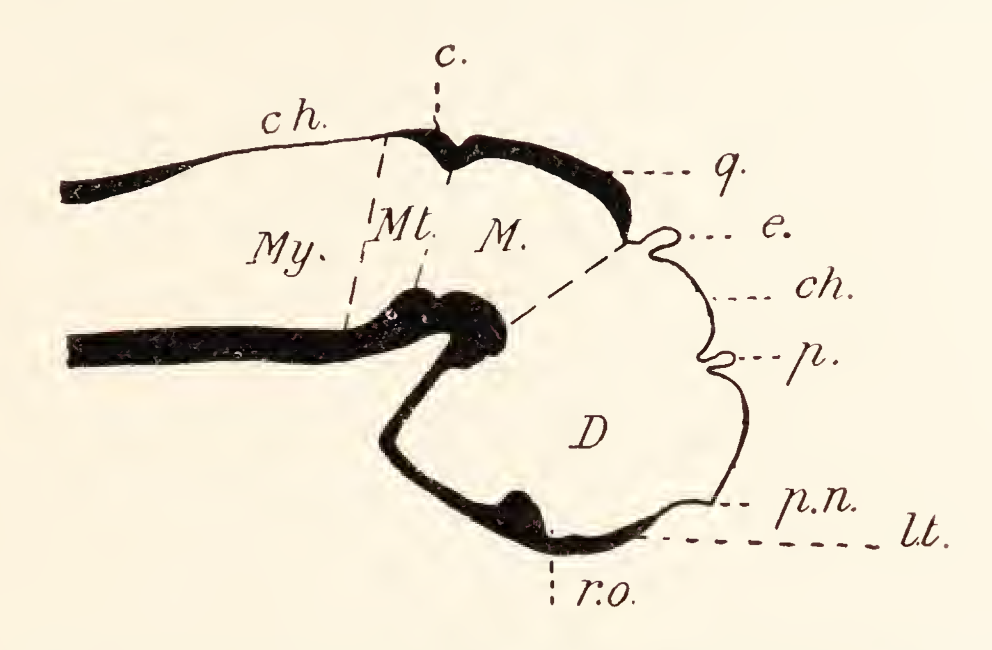


Fig. 6. — Coupe sagittale semi-schématique de l'encéphale (stade à cinq vésicules) ; les vésicules télencéphaliques n'ont pu être intéressées par cette coupe en raison de leur position latérale. — *My.*, myélencéphale avec l'ébauche de sa formation choroïdienne dorsale (*ch.*) ; *Mt.*, métencéphale ; M., mésencéphale ; D., diencéphale avec l'ébauche de sa formation choroïdienne dorsale (*ch.*) ; *r.o.*, *recessus opticus* ; *p.n.*, *processus neuroporicus* ; *l.t.*, *lamina terminalis* ; *p.*, paraphyse ; *e.*, épiphyse ; *q.*, tubercules quadrijumeaux ; *c.*, cervelet. (Imitée de KUPFFER.)

ou *lobes optiques*, les *pédoncules cérébraux*, l'*espace perfore postérieur*.

Le DIENCÉPHALE donnera : l'*épiphyse*, la *paraphyse*, regressée chez les Mammifères, mais encore considérable chez les Reptiles ; la *formation choroïdienne du diencéphale*, les *couches optiques* (1) ou *thalamus*, le *chiasma des nerfs optiques* et le *tuber cinereum*, les *corps mammillaires* ou *corpora albicantia*, la partie nerveuse (*lobe postérieur*) de l'*hypophyse*, la *lamina terminalis* qui termine le tube nerveux en avant.

Le TÉLENCÉPHALE donnera : les deux *hémisphères* avec leurs *noyaux gris centraux* (*corps striés*, *noyau amygdalien*,

(1) A ne pas confondre avec les *lobes optiques* (parties du mésencéphale), qui sont les *tubercules quadrijumeaux* des Mammifères.

avant-mur), ainsi que le *septum pellucidum;* les *formations choroïdiennes des ventricules latéraux;* les *commissures télencéphaliques.*

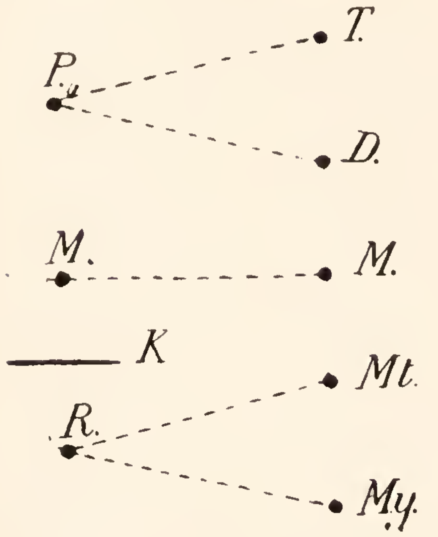


Fig. 7. — Schéma destiné à indiquer la dérivation des cinq vésicules définitives à partir du stade à trois vésicules. — P., prosencéphale; M., mésencéphale; R., rhombencéphale; T., télencéphale; D., diencéphale; *Mt.*, métencéphale; *My.*, Myélencéphale; K., position du pli de Kupffer.

Il va de soi que, dans cette subdivision, et plus particulièrement dans la discrimination de ce qui appartient au diencéphale et au télencéphale, entre une grande part d'arbitraire : on pourrait, par exemple, faire valoir de très sérieux motifs pour décrire avec le diencéphale les commissures qui réunissent les deux hémisphères du cerveau antérieur.

En se plaçant à un point de vue très général, on peut dire que les parois du tube nerveux sont constituées de deux couches d'ailleurs inégales en épaisseur et d'importance différente : 1° une couche épaisse de cellules nerveuses et de voies de conduction, les unes et les autres étant diversement réparties suivant les types et les régions considérés (*couche nerveuse*) ; là où les cellules nerveuses prédominent, la substance est de couleur grise (*substance grise*); là où il n'existe que des voies de conduction, elle reste blanche (*substance blanche*) ; 2° une couche constituée d'un seul plan de cellules ciliées qui parcourt à son intérieur le tube nerveux tout entier (*couche épendymaire*) (Voir fig. 8).

Il est de règle que la paroi dorsale du tube nerveux soit plus mince que la paroi ventrale.

Dans le diencéphale et le myélencéphale, chez tous les Vertébrés, dans le mésencéphale aussi chez les Cyclostomes

(Voir fig. 9), cette paroi dorsale est même réduite, sur une certaine étendue de sa surface, à la seule couche de cellules épendymaires, avec laquelle vient alors faire corps la mem-

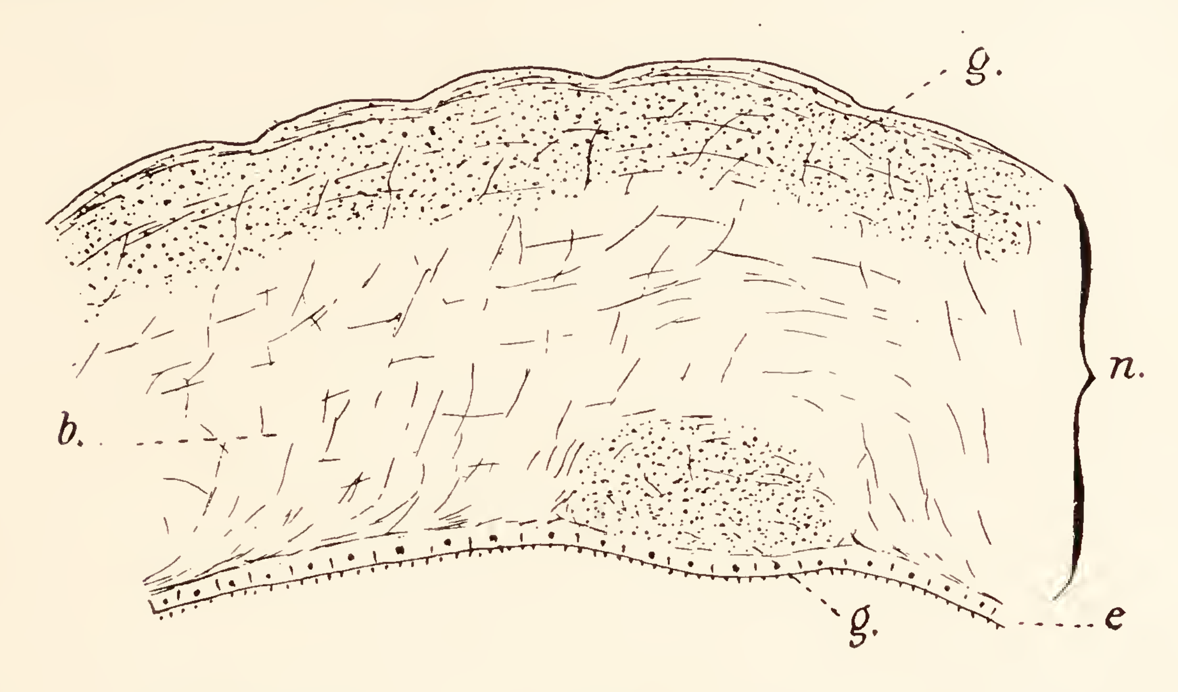


Fig. 8. — Les deux couches du tube nerveux. — *n.*, couche nerveuse ; *e.*, couche épendymaire ; *g.*, substance grise ; *b.*, substance blanche (schéma).

brane d'enveloppe du tube nerveux (pie-mère chez les Mammifères), union d'où résultent des complexes que l'on peut, avec F. Coupin notamment (1), désigner par le terme de *formations choroïdiennes* (2).

Chez les Mammifères, les Oiseaux, les Reptiles, les Ba-

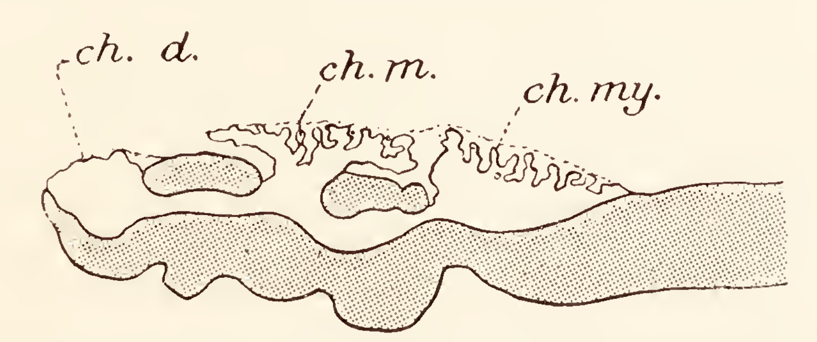


Fig. 9. — Coupe sagittale semi-schématique d'un encéphale du *Petromyzon fluviatilis* L. pour montrer les formations choroïdiennes du diencéphale (*ch. d.*), du mésencéphale (*ch. m.*), du myélencéphale (*ch. my.*) (d'après F. Coupin).

traciens, les Dipnoï et les Sélaciens, on constate aussi la

(1) F. Coupin, Les formations choroïdiennes des Poissons (*Arch. de Morph. gén. et expérim.*, 1924).

(2) Les sacs vasculaires (*saccus vasculosus*) des Poissons paraissent être une véritable formation choroïdienne diencéphalique de la paroi basale.

présence de formations choroïdiennes invaginées à l'intérieur des ventricules télencéphaliques.

Enfin, le toit télencéphalique des Poissons ganoïdes et téléostéens est constitué tout entier d'une simple formation choroïdienne.

CHAPITRE PREMIER

L'ENCÉPHALE ENVISAGÉ DANS SON ENSEMBLE

I. — La limite de l'encéphale et de la moelle.

On prend d'habitude comme limite anatomique postérieure du bulbe rachidien (myélencéphale), c'est-à-dire, en somme, comme limite de l'encéphale et de la moelle, le point de *décussation des pyramides*, en d'autres termes le point d'entre-croisement partiel sur la ligne médiane ventrale des deux grands faisceaux de voies descendantes qui partent du cerveau. Ce point est d'ordinaire assez nettement visible. Mais, comme l'entre-croisement se fait sur une certaine longueur, on prend son bord inférieur (ou postérieur) comme limite anatomique de l'encéphale et de la moelle ; ce bord inférieur correspond à peu près exactement chez l'Homme à l'articulation occipito-atloïdienne (1).

II. — La forme d'ensemble de l'encéphale.

La forme d'ensemble de l'encéphale peut s'étudier ou bien sur l'encéphale lui-même extrait de la boîte crânienne et durci suivant un procédé l'ayant mis le plus possible à l'abri de toute déformation (2), ou bien sur un moulage endocrânien.

(1) Le bord supérieur étant situé sur la gouttière basilaire de l'occipital.

(2) Voici celui que nous employons au laboratoire d'Anatomie comparée du Muséum :

Aussitôt extrait de la boîte crânienne, l'encéphale encore recouvert de sa

Bien qu'il soit toujours facile d'y reconnaître les parties constitutives, le moulage endocrânien, cela va de soi, ne

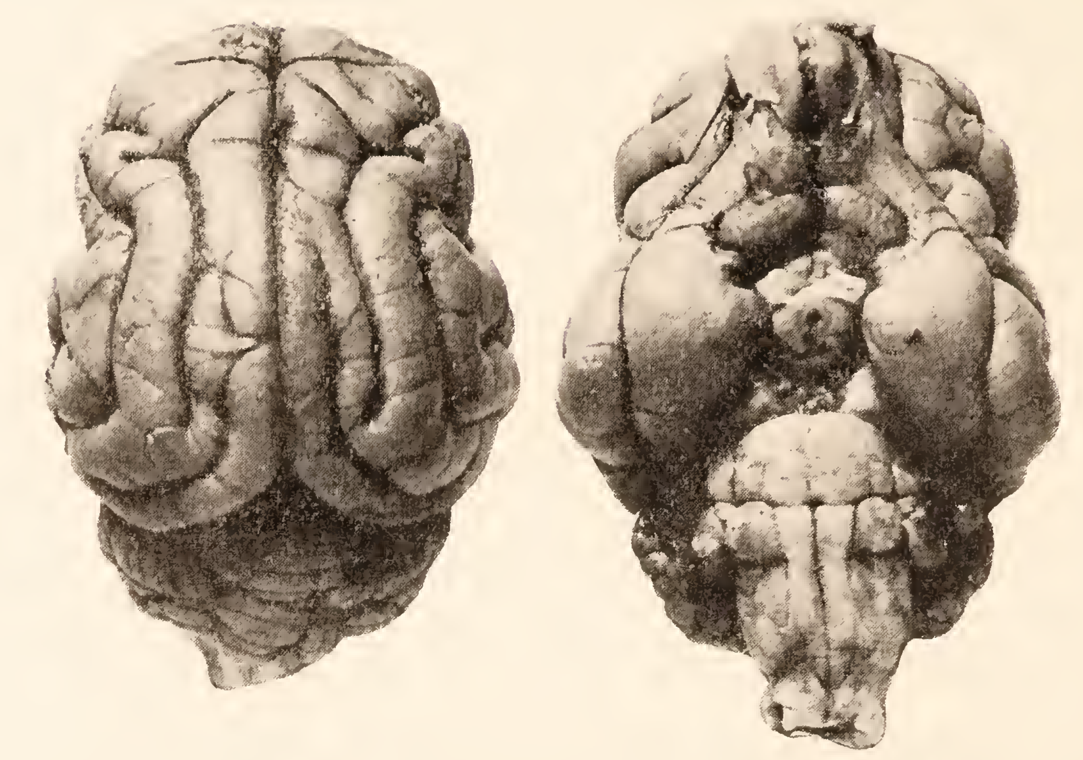


Fig. 10. — Encéphale de Mammifère (Chat n° 1924-283 ♀) (1). G. N. Face supérieure et face inférieure. Sur la face dorsale, le télencéphale, le métencéphale et le myélencéphale sont seuls visibles. Les cinq vésicules ont toutes au contraire des parties visibles sur la face ventrale.

(1) Numéro d'entrée au service d'Anatomie comparée du Muséum.

permet pas de voir autant de détails superficiels que l'encéphale lui-même, mais il permet seul d'apprécier rigoureuse-

pie-mère est plongé dans une solution dont la composition bien connue est la suivante : eau, 100 parties ; formol, 3 à 10 parties, suivant le volume de l'encéphale (3 parties suffisent par exemple pour un encéphale de Lapin, mais il faut 10 parties pour un encéphale humain ou un encéphale de Dauphin) ; chlorure de sodium (sel de cuisine) à saturation.

Avoir soin d'employer un vase beaucoup plus grand que ne le comporte le volume de l'encéphale, et surtout très élevé. Si l'on ajoute un petit fragment de cuivre métallique à la solution, on la voit peu à peu verdir et la substance blanche de l'encéphale se colorer en vert à la longue, la substance grise ne modifiant pas sa coloration. Notons que, si la proportion de cuivre est trop grande ou le séjour trop prolongé, la substance grise peut se colorer légèrement aussi ; dans certains cas, j'ai même vu se produire des inversions de coloration que je ne suis pas encore en mesure d'expliquer.

Cette conservation à l'eau formolée salée présente de très grands avantages : elle permet les études histologiques ultérieures, et ceci dans de très bonnes conditions. De plus, en raison de la présence du chlorure de sodium, l'encéphale flotte d'abord à la surface du liquide, puis y descend à mesure qu'il durcit, de telle sorte que, lorsqu'il touche le fond du vase, il est tout à fait dur. Il en résulte qu'il se trouve à peu près complètement à l'abri des déformations

ment la forme d'ensemble. Lorsqu'il ne s'agit que de celle-ci, c'est donc lui qu'on doit préférer.

Si on considère, par sa face supérieure ou dorsale, un encéphale de Mammifère, voici les parties constitutives qui, d'avant en arrière, sont accessibles aux regards : le télencéphale qui occupe, quant aux dimensions longitudinales,

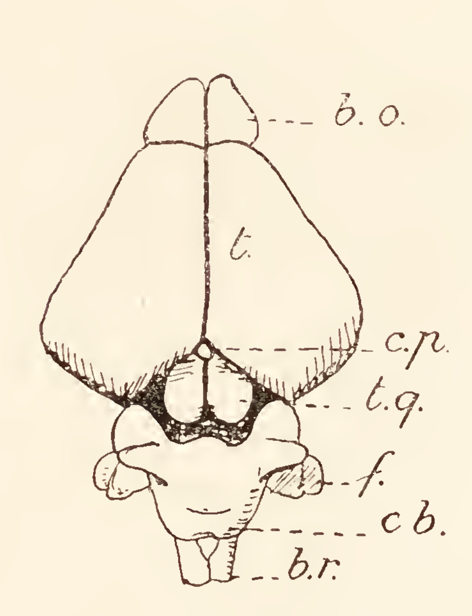


Fig. 11.— *Norma verticalis* de l'encéphale du *Macroscelides proboscideus* Shaw. (d'après G. Elliot-Smith). — *b.o.*, bulbe olfactif; *t.*, télencéphale ; *c.p.*, épiphyse ou corps pituitaire ; *t.q.*, tubercules quadrijumeaux ; *cb.*, cervelet ; *f.*, flocculus ; *b.r.*, bulbe rachidien. G. N. × 1 ½.

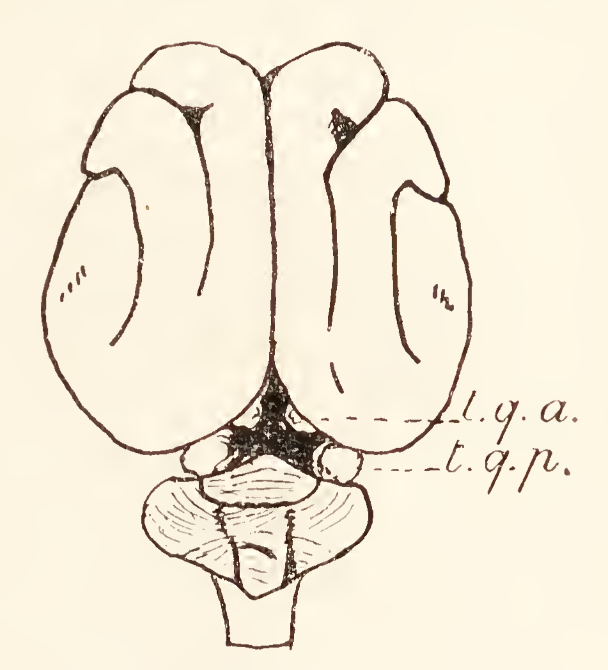


Fig. 12. — *Norma verticalis* de l'encéphale du Chat à la naissance (n° 1923-269 ♂). — *t.q.a.*, tubercules quadrijumeaux antérieurs ; *t.p.q.*, tubercules quadrijumeaux postérieurs. G. N. × 1 ½.

beaucoup plus de la moitié de l'ensemble ; le métencéphale (cervelet) ; le myélencéphale (buble rachidien). Sur cette face supérieure, ni le diencéphale, ni le mésencéphale ne sont visibles et, pour en apercevoir des parties, il faudrait écarter l'un de l'autre le cerveau et le cervelet, c'est-à-dire les bords de la fente cérébro-cérébelleuse. Cette règle comporte cependant

qu'on lui constate lorsque l'on a usé d'une solution de formol non salée. Il ne se forme pas davantage, à travers les déchirures accidentelles et impossibles à éviter de la pie-mère, de ces hernies si fréquentes et si malencontreuses qui résultent de l'emploi d'une simple solution aqueuse de formol. Ne pas débarrasser l'encéphale de sa pie-mère avant le quatrième ou cinquième jour de séjour dans la solution. Ce délai devra être d'autant plus prolongé qu'il s'agira d'un encéphale plus volumineux.

des exceptions : ainsi, les tubercules quadrijumeaux, et même l'épiphyse parties du mésencéphale, restent exposés chez beaucoup de petits Mammifères, comme par exemple le Macroscélide parmi les Insectivores, beaucoup de Microchiroptères et, à un moindre degré, certains Dasyuridés, surtout ceux de plus petite taille, parmi les Marsupiaux. Quoique plus volumineux,

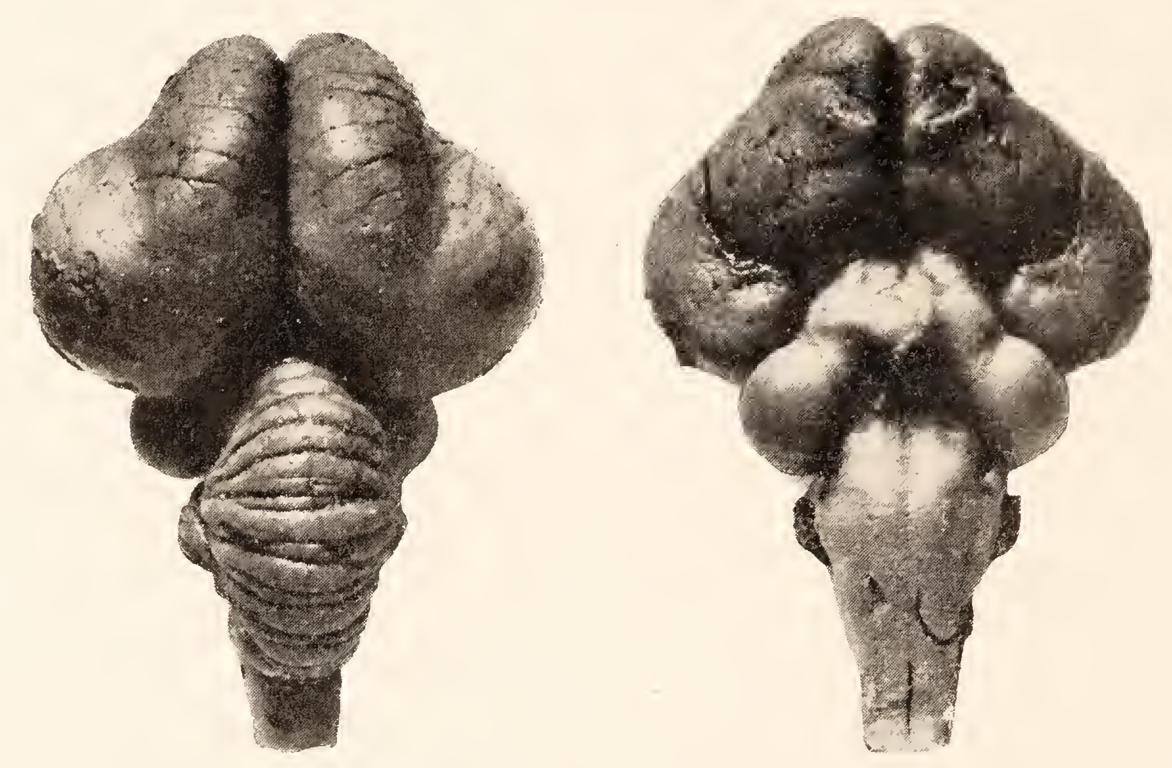


Fig. 13. — Encéphale d'Oiseau (Émeu, n° 1912-146 ♂.). G. N., face dorsale et face ventrale. Sur la face dorsale, le télencéphale, le mésencéphale (lobes optiques), le métencéphale et le myélencéphale sont seuls visibles. Les cinq vésicules ont toutes au contraire des parties visibles sur la face ventrale.

le cerveau du *Galeopithecus* est aussi dans ce cas (G. Elliot-Smith). Notons que cette disposition se rencontre également chez des fœtus avancés de Mammifères dont l'encéphale n'est pas, comme celui de l'Homme, proche de la forme sphérique et dont, à l'âge adulte, aucune partie du mésencéphale et du diencéphale n'est, à la face supérieure, visible extérieurement (Voir fig. 10, 11 et 12).

Au contraire, sur la face inférieure, les cinq vésicules encéphaliques se trouvent être visibles par quelqu'une de leurs parties : le diencéphale montre, par exemple, la partie nerveuse de l'hypophyse et le chiasma des nerfs opti-

ques ; le mésencéphale montre les pédoncules cérébraux.

Sur la face supérieure de l'encéphale des Oiseaux, les lobes optiques, parties du mésencéphale, apparaissent toujours aussi, latéralement, en arrière des hémisphères cérébraux (Voir fig. 13). Mais, chez les autres Vertébrés (Poissons, Amphibiens, Reptiles), les cinq vésicules cérébrales sont généralement visibles aussi bien sur la face supérieure que sur la face inférieure, comme placées les unes à la file des autres. Je dis généralement parce qu'il est, parmi les Sélaciens par exemple, des types très spéciaux, comme le *Zygaena* et l'*Aetobatis* où le télencéphale (cerveau) et le métencéphale (cervelet) sont seuls visibles en *norma verticalis* (1), tout comme chez les Mammifères (Voir fig. 15).

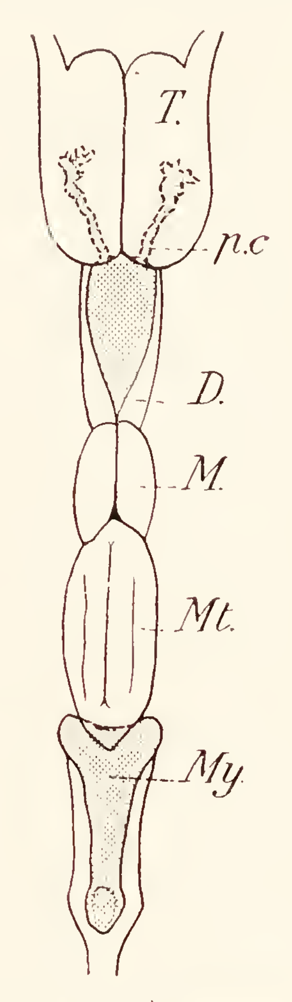


Fig. 14. — *Norma verticalis* de l'encéphale du *Cestracion Philippi* Cuv. (nº 1888-862). — T., télencéphale avec ses plexus choroïdes supposés vus par transparence (*p. c.*); D, diencéphale avec sa formation choroïdienne (en grisé) ; M., mésencéphale ; *Mt.*, métencéphale; *My.*, myélencéphale avec sa formation choroïdienne (en grisé) (d'après F. Coupin). G. N. × 1 ½.

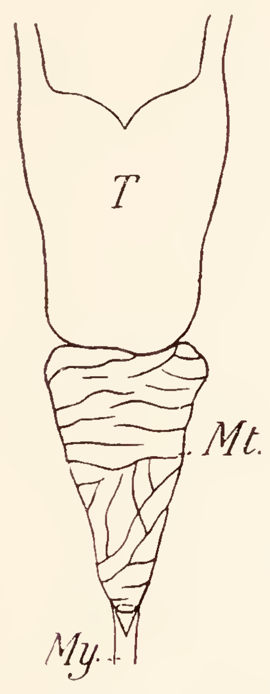


Fig. 15. — *Norma verticalis* de l'encéphale de l'*Aetobatis marinari* Euphr. (nº 1922-445). — Pour la signification des lettres, voir la légende de la figure 14 (d'après F. Coupin) ½ de G. N.

La disposition particulière des Mammifères tient à deux causes :

1º A la grande expansion des régions dorsales du métencéphale et surtout du télencéphale, qui viennent recouvrir, le premier par son développement en avant,

(1) Voir F. Coupin, Les formations choroïdiennes des Poissons (*Arch. de Morphol. gén. et expér.*, 1924).

le second par son développement en arrière, le cerveau intermédiaire et le cerveau moyen.

2° A l'accentuation des courbures que subit l'encéphale au cours de son développement.

On constate, en effet, qu'au cours du développement de l'encéphale il se produit un certain nombre de courbures d'où

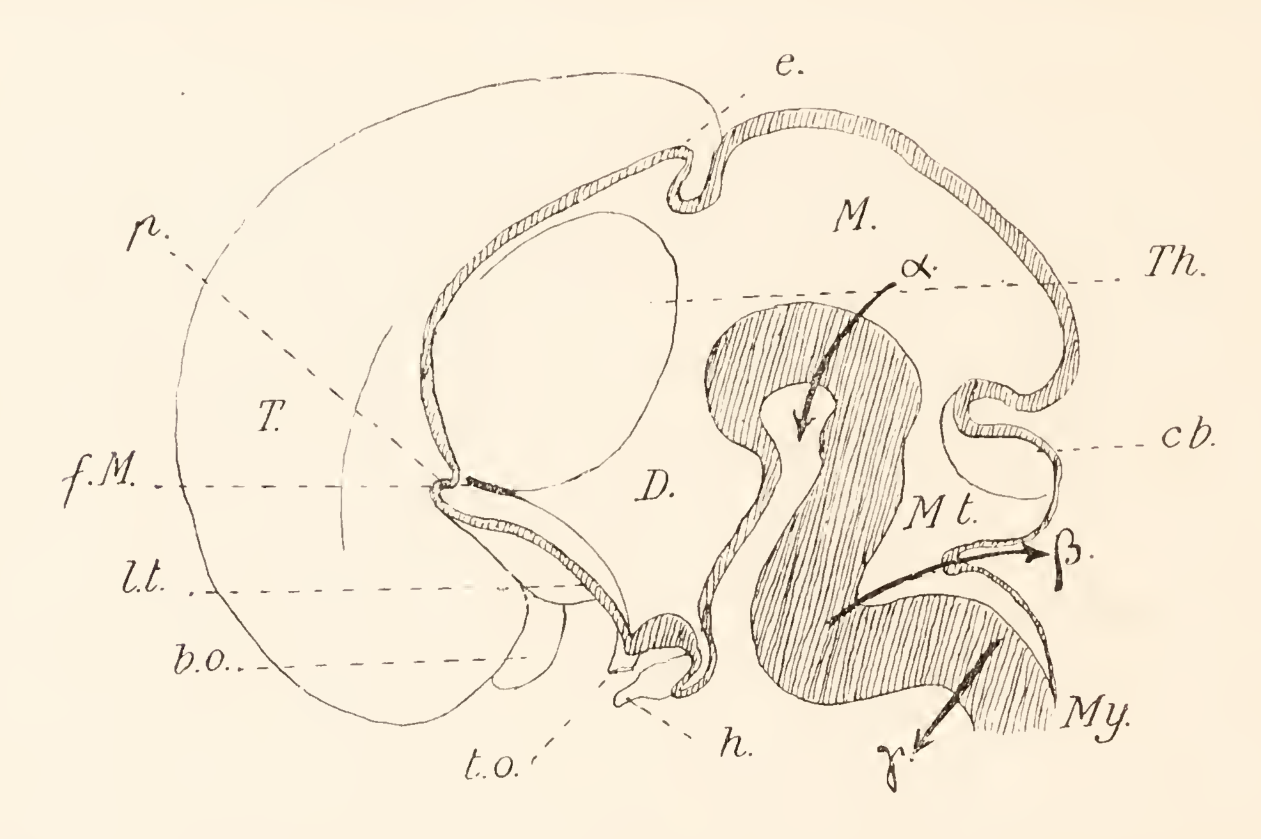


Fig. 16. — Section sagittale de l'encéphale chez un fœtus humain au cours du troisième mois. —*My.*, myélencéphale ; *Mt.*, métencéphale ; M., mésencéphale ; D., diencéphale ; T., télencéphale ; *cb.*, cervelet ; *e.*, épiphyse ; T*h.*, *thalamus* ; *p.*, paraphyse ; *f.*M, trou de Monro ; *l.t.*, *lamina terminalis* ; *b.o.*, *bulbus olfactorius* ; *t.o.*, *tractus opticus* ; *h.*, hypophyse ; α, courbure céphalique ; β, courbure pontique ; γ, courbure cervicale (modifiée de His).

résulte, ainsi que, comme nous venons de l'indiquer, de la croissance inégale de certaines de ses parties s'étendant beaucoup plus dans les régions dorsales que dans les régions ventrales, sa forme d'ensemble chez l'adulte. Ces courbures, qui varient d'intensité suivant les divers types réalisés dans des conditions d'adaptation différentes, peuvent être considérées comme étant au nombre de quatre :

1° *Courbure céphalique*, au niveau du mésencéphale. Elle a sa concavité dirigée du côté ventral. Elle résulte de l'accen-

tuation du pli de Kupffer, lequel est, comme on l'a vu, de formation très précoce.

2° *Courbure pontique*, au niveau du métencéphale. Elle a sa concavité dirigée du côté dorsal.

3° *Courbure cervicale* ou nuchale au niveau du myélencéphale. Elle a sa concavité dirigée du côté ventral ; son intensité est en rapport, chez les différents types mammaliens, avec la position de la tête sur le rachis : elle est plus accentuée chez l'Homme, Mammifère à attitude verticale, que chez les Mammifères quadrupèdes et à attitude horizontale.

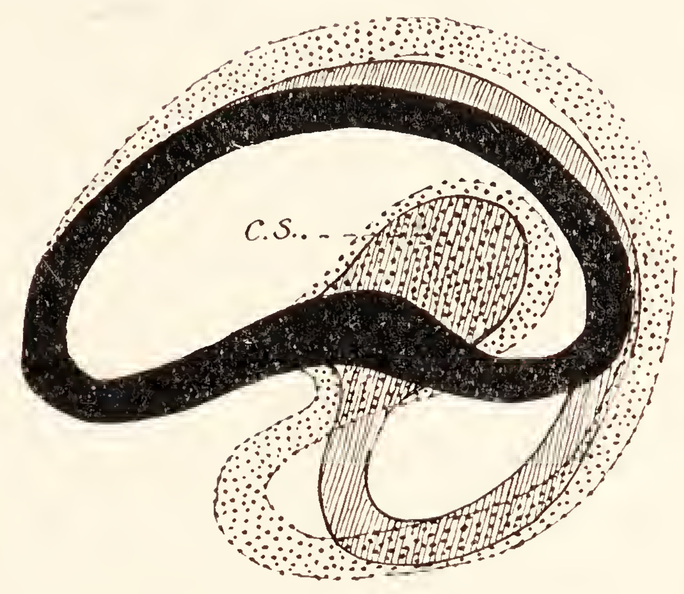


Fig. 17. — Schéma destiné à faire comprendre le mode de formation de la courbure ou flexion télencéphalique. — C.S., corps strié ; le premier stade est en noir, le second en hachures, le troisième en pointillé.

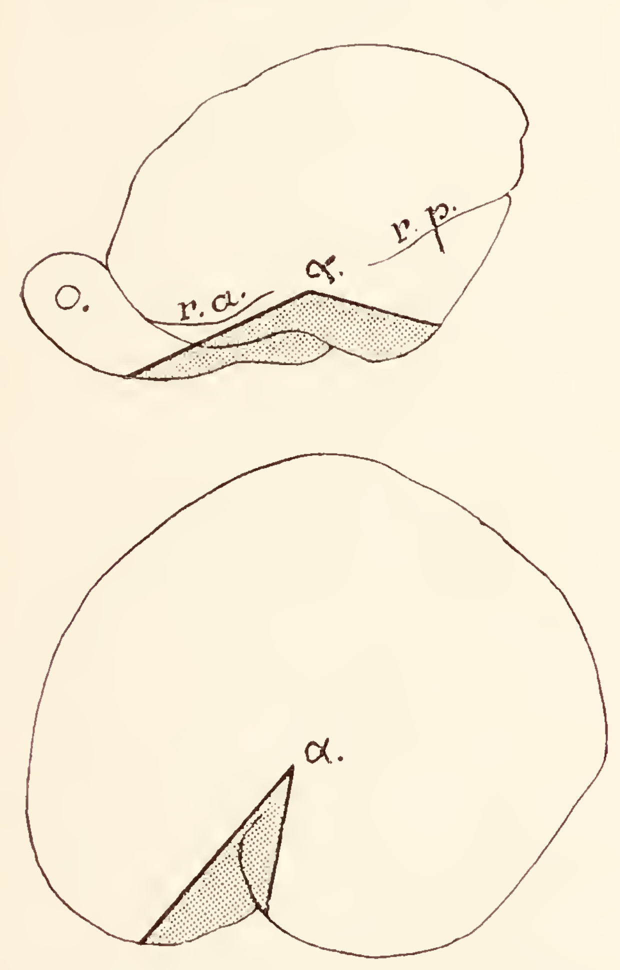


Fig. 18. — Pour montrer les grandes différences de la valeur de l'angle de flexion télencéphalique (α), en haut chez un Ongulé (Tapir), en bas chez un Cétacé (Delphinidé). — *o.*, bulbe olfactif ; *r.a.*, scissure rhinale antérieure ; *r.p.*, scissure rhinale postérieure.

De la production de ces trois courbures résulte une sorte de télescopement des vésicules encéphaliques les unes sur les autres (Voir fig. 16).

4° *Courbure télencéphalique* située en plein télencéphale, au niveau des corps striés (Voir fig. 17). Elle a sa concavité dirigée du côté ventral. Cette courbure est d'une accentuation

plus tardive que les autres. Son existence est en rapport avec la grande expansion des régions dorsales du télencéphale, et elle est d'autant plus accentuée que le télencéphale acquiert un plus grand développement (Homme, Cétacés par exemple), prenant de ce fait une forme qui se rapproche de plus en plus de la sphérique (Voir fig. 18).

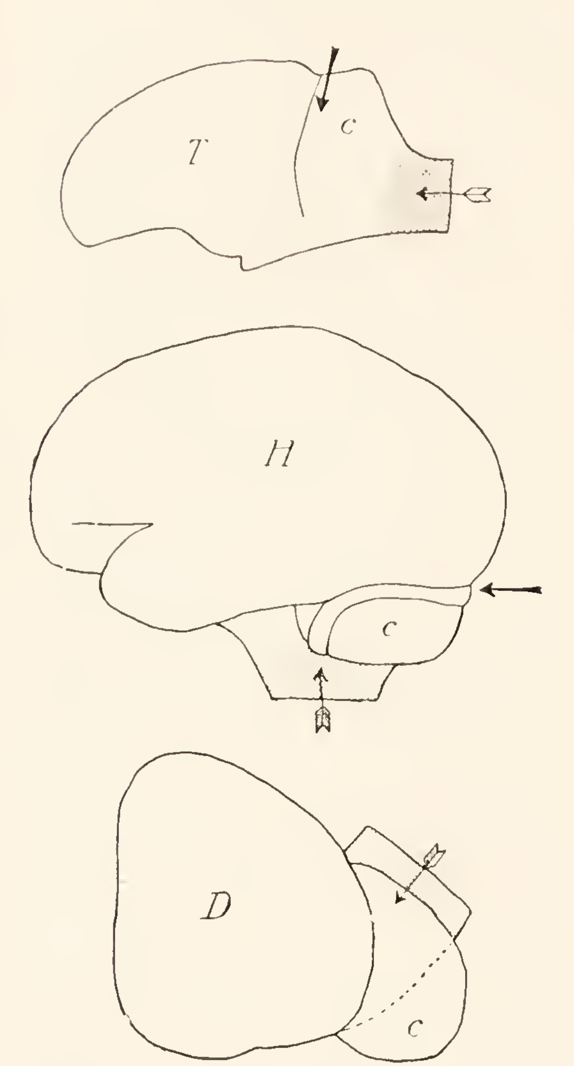


Fig. 19. — Silhouette latérale gauche du moulage endocrânien chez le Tapir (T.), chez l'Homme (H.) et chez le Dauphin (D.). Pour montrer l'exagération de la courbure cervicale chez le second et de la courbure pontique chez le troisième. Les flèches empennées indiquent la direction du bulbe rachidien recouvert de grisé ; les autres flèches indiquent la direction de la fente cérébro-cérébelleuse. — *c.*, cervelet.

Chez la plupart des Mammifères, la base de l'encéphale est sensiblement droite suivant la ligne médiane sagittale, et, l'organe étant examiné en *norma verticalis*, le cerveau et le cervelet semblent placés à la suite l'un de l'autre, la fente cérébro-cérébelleuse étant verticale ou très légèrement oblique de haut en bas et d'arrière en avant.

Deux grandes exceptions existent pourtant (Voir fig. 19 et 20) :

1° Chez l'Homme et chez les Singes. Par le fait de la très grande accentuation de la courbure céphalique, à laquelle le développement de l'attitude verticale ne paraît pas être étranger, la ligne de base de l'encéphale, au lieu d'être droite, se coude en arrière du chiasma des nerfs optiques et de l'hypophyse figurant un angle à ouverture inférieure qu'il est facile de mesurer sur le crâne scié longitudinalement (angle phénoïdien) et dont le sommet est au bord

postérieur prolongé de la selle turcique. Il convient de signaler aussi, d'autre part, que le télencéphale acquiert chez les Primates un volume considérable. Il résulte de l'intervention de ces deux facteurs que le cervelet, au lieu de se trouver à la suite du cerveau, est plus ou moins surplombé par lui, et que la fente cérébro-cérébelleuse se rapproche de plus en plus de la position horizontale. Alors que la *norma verticalis* d'un encéphale de Mammifère quelconque laisse voir à la fois le cerveau et le cervelet, la *norma verticalis* d'un encéphale d'Homme ne laisse voir absolument que le cerveau. A mesure que celui-ci prend plus d'expansion dans la série des Primates, le cervelet disparaît de plus en plus sur la *norma verticalis* (Voir fig. 21).

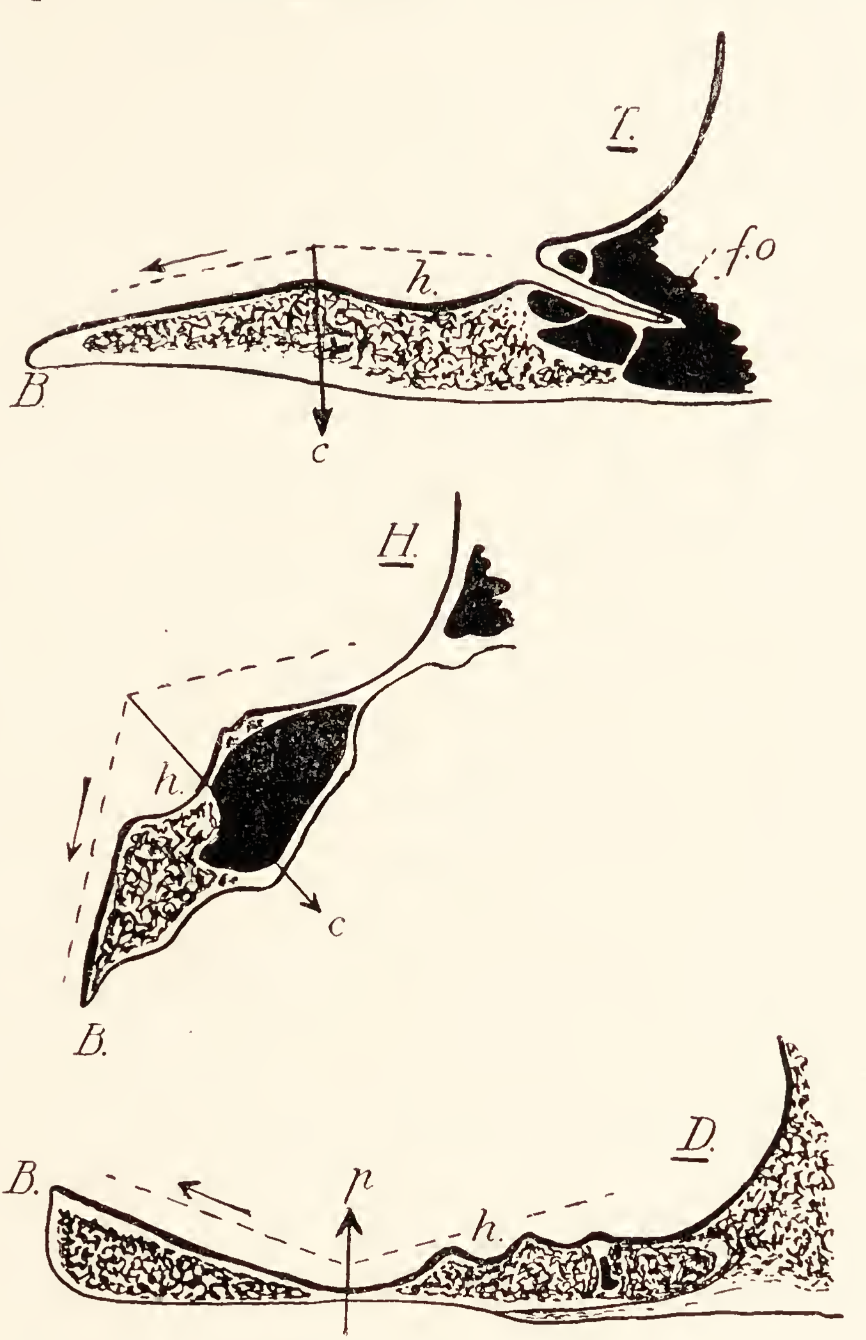


Fig. 20. — Section de la base du crâne chez un *Tapirus americanus* Briss. (n° A. 2262) (1) (T.), chez un Homme (H.), chez un *Delphinus delphis* L. (D.). Pour montrer l'exagération de la courbure cervicale (*c.*) chez le second et de la courbure pontique (*p.*) chez le troisième. Les grandes flèches indiquent la position approximative de l'axe des courbures cervicale et pontique ; les petites flèches indiquent la direction du bulbe rachidien. — B., basion; *h.*, place occupée par l'hypophyse ; *f.o.*, *foramen opticum* chez le Tapir.

(1) Numéro des Collections d'Anatomie comparée du Muséum.

2° Chez les Cétacés. Par le fait de l'exagération de la courbure pontique, exagération en rapport : α. avec la rectitude de la colonne cervicale; β. avec la position de la tête en continuation de l'axe rachidien, caractères acquis l'un et l'autre en conséquence de l'adaptation à la vie nageuse, la ligne de base de l'encéphale s'incurve au niveau du métencéphale et du myélencéphale en présentant une concavité dorsale. Plus qu'une ébauche de cette disposition s'observe chez les Carnassiers pinnipèdes, également adaptés à la vie dans les eaux.

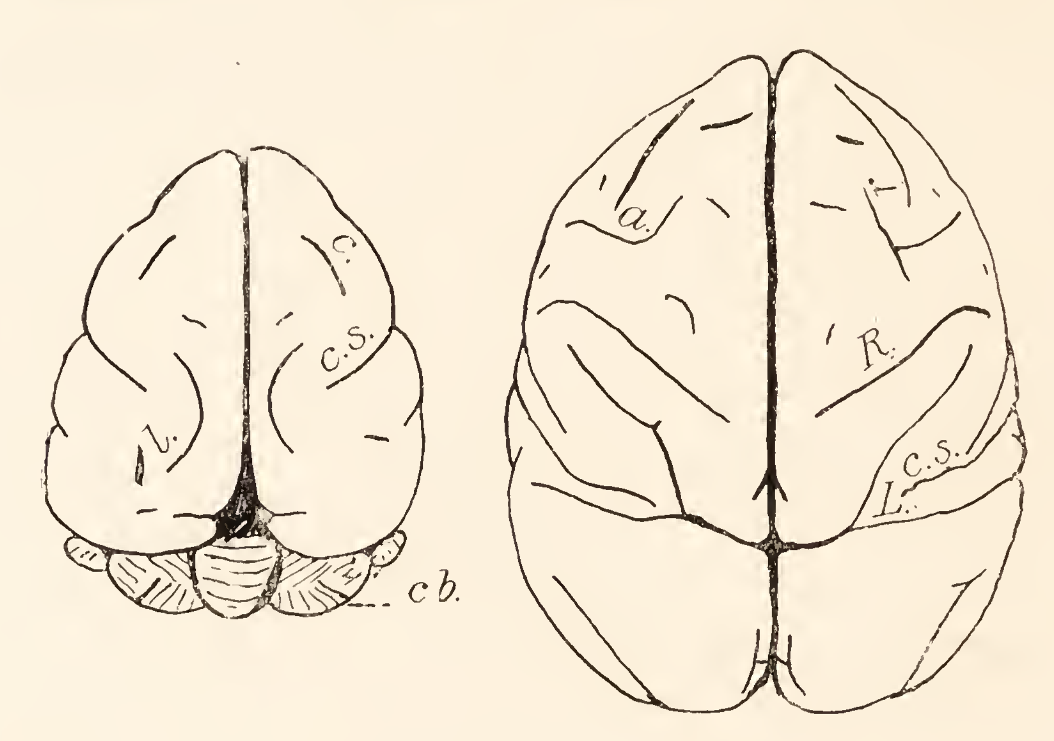


Fig. 21. — *Norma verticalis* de l'encéphale, à gauche chez un Lémurien (*Lemur varius* Is. Geoffr., n° 1918-9), à droite, chez un Singe catarrhinien (*Macacus maurus* F. Cuv.). — C.*S.*, complexe sylvien ; C., coronal ; *l.*, latéral ; R., central (rolandique) ; L., *lunatus* ; *a.*, *arcuatus* ; *r.*, rostral ; *cb.*, cervelet. Chez le Lémurien, le cervelet est visible, alors qu'il ne l'est pas chez le Singe.

D'une façon générale, l'encéphale des Mammifères à attitude horizontale vu en *norma verticalis*, et si on le compare à celui des Primates, présente un allongement antéro-postérieur marqué, un surbaissement considérable et une étroitesse non négligeable. Certains Mammifères à gros encéphale, comme l'Éléphant, les Siréniens et les Cétacés, font en quelque mesure exception à cette règle, en ce sens que leur encéphale tend

à se raccourcir, à se surélever et à s'élargir bilatéralement ; ce serait donc par l'augmentation de ses diamètres dorso-ventral et bilatéral que l'encéphale des Mammifères réaliserait son augmentation de volume dans les conditions où celle-ci se produit.

C'est l'exagération de ce processus qu'on observe chez les Singes et chez l'Homme, s'associant à celui d'où résulte le surplombement du cervelet par les hémisphères et dont nous avons parlé déjà. En somme, l'encéphale tend à acquérir de plus en plus, et à mesure qu'il augmente de volume, une forme subsphérique; c'est, de tous les Primates, chez l'Homme qu'il présente son maximum de largeur et surtout de hauteur par rapport à ses dimensions longitudinales.

Nous ne nous étendrons pas davantage, pour le moment, sur les caractères de l'encéphale mammalien envisagé dans son ensemble, ce qui pourrait rester à en dire concernant soit la morphologie du cerveau (Voir chapitre II, § III, α, page 100), soit celle du cervelet.

III. — Le poids de l'encéphale (1).

α. — Exposé de la question.

Avant d'aborder l'examen du très difficile problème de l'interprétation du poids encéphalique, il faut d'abord s'en-

(1) Tous les poids somatiques et encéphaliques donnés dans ce paragraphe comme ayant été recueillis au laboratoire d'Anatomie comparée du Muséum l'ont été sur des animaux provenant de la ménagerie. Si d'une façon générale, les poids somatiques des Herbivores (lesquels vivent en captivité dans des conditions se rapprochant le plus souvent beaucoup de leurs conditions normales d'existence) peuvent être dans l'ensemble considérés comme exacts, ceux des Carnivores (et surtout des grands Carnivores) sont beaucoup plus sujets à caution. J'ai dû, par exemple, renoncer à utiliser les nombreux poids somatiques de Lions qu'il m'a été donné de recueillir en ces dernières années.

tendre sur les limites de l'encéphale, et cela autrement que nous l'avons fait tout à l'heure, c'est-à-dire non plus en se plaçant à un point de vue purement théorique, mais en se plaçant cette fois au regard de la pratique ; c'est rigoureusement indispensable, car, sans cela, la question ne pourrait avancer ; les diverses mesures provenant des différents auteurs ne seraient point comparables, et beaucoup de documents resteraient ainsi d'une impossible utilisation, chacun ne pouvant se fier qu'aux documents recueillis par lui.

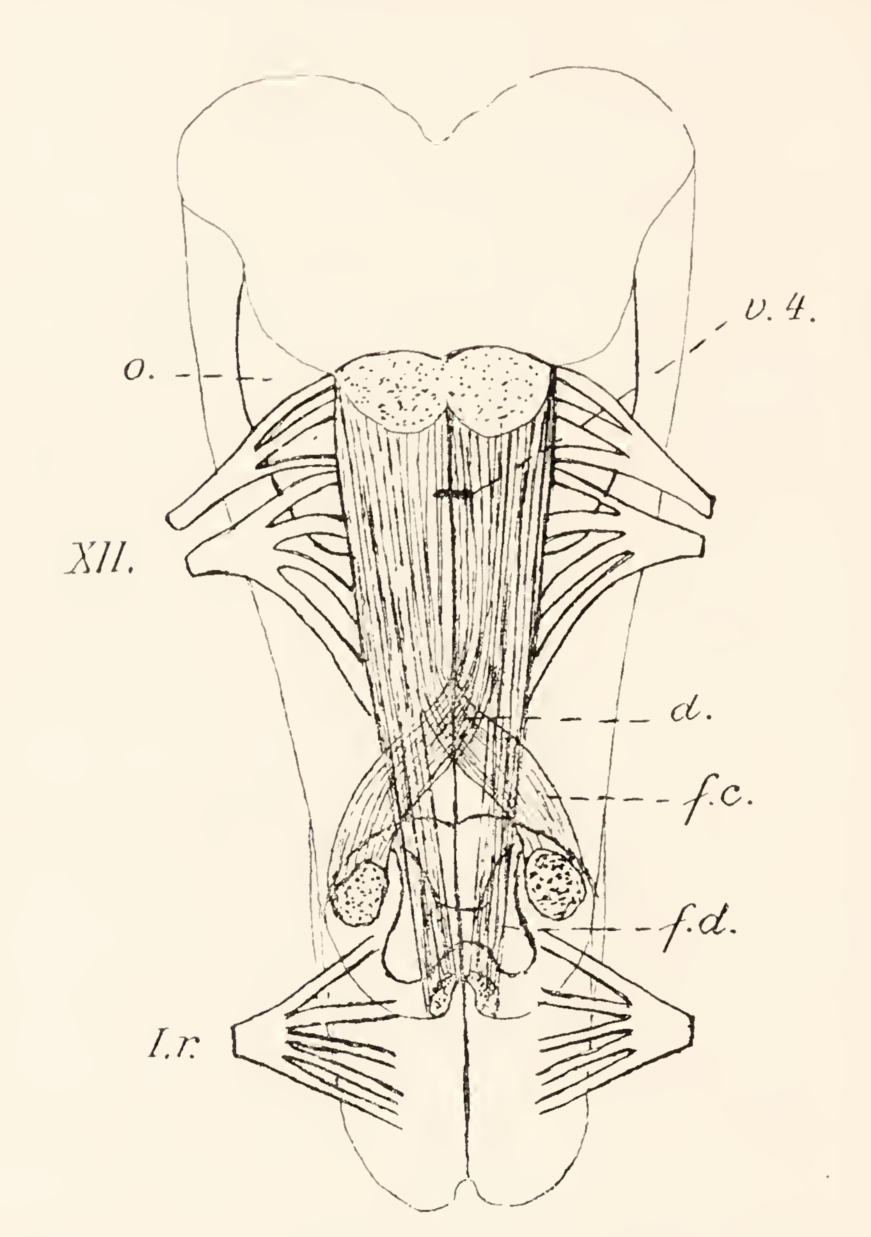


Fig. 22. — La limite de la moelle et du bulbe rachidien chez l'Homme. — *v.* 4., niveau de l'extrémité inférieure du ventricule myélencéphalique ; XII, origine apparente du nerf grand hypoglosse ; I.*r.*, origine apparente du premier nerf rachidien ; *o.*, olive ; *d.*, décussation des pyramides ; *f.c.*, faisceau pyramidal croisé ; *f.d.*, faisceau pyramidal direct.

Nous avons vu que, chez l'Homme, le point de la décussation des pyramides, limite naturelle de l'encéphale et de la

Il faut toujours s'efforcer d'éliminer les animaux amaigris ou les animaux devenus trop gras. On a des chances d'y parvenir en suivant les règles suivantes : pour les animaux adultes, choisir parmi les individus d'apparence moyenne ceux dont l'encéphale est le plus lourd ; pour la sériation des jeunes, se fier plutôt au poids de l'encéphale qu'au poids du corps. Ces règles découlent du fait que, lorsqu'un animal maigrit ou engraisse, le poids de l'encéphale varie dans de beaucoup plus faibles limites que le poids du corps.

moelle, coïncide sensiblement par son bord inférieur, avec l'articulation occipito-atloïdienne. Mais, comme il n'en est pas nécessairement de même *a priori* chez tous les Mammifères, comme, d'autre part, étant donnée la technique habituellement suivie et celle qu'il est d'ailleurs absolument indiqué de choisir pour l'extraction avantageuse de l'encéphale [extraction par la région de la voûte (1)], la face ventrale du tube nerveux où l'on pourrait espérer apercevoir le point de décussation n'est pas, au cours de l'opération, accesible aux regards, force est d'adopter une limite conventionnelle et facile à repérer, au niveau de laquelle on séparera l'encéphale de la moelle pour procéder ensuite à sa pesée. Certains auteurs ont pris comme telle l'extrémité postérieure du quatrième ventricule. LAPICQUE demande, d'autre part, que l'on sectionne le tube nerveux immédiatement au-dessus des points d'émergence de la première paire de nerfs rachidiens ; on passe ainsi audessous de la limite anatomique naturelle de l'encéphale et de la moelle (décussation des pyramides) ; mais on en est moins éloigné pourtant que si l'on prend comme point de repère l'extrémité postérieure du quatrième ventricule, qui se trouve située au-dessus (Voir fig. 22) ; de plus, on est sûr de n'éliminer ainsi, en tout ou en partie, aucun des noyaux d'origine des nerfs crâniens contenus dans la moelle allongée et qu'on ne peut pas ne pas considérer comme faisant partie de l'encéphale. C'est cette technique que nous suivons toujours au laboratoire d'Anatomie comparée du Muséum.

Nous pesons le cerveau aussitôt après l'extraction et avec sa pie-mère le recouvrant encore (2).

(1) Il faut noter qu'en usant de ce procédé l'hypophyse ne peut facilement être extraite. Le poids encéphalique obtenu ne comprend donc pas celui de la partie nerveuse de l'hypophyse ; celui-ci étant très faible comparativement au reste, l'erreur que l'on commet ainsi est à peu près négligeable.

(2) F. COUPIN a observé qu'après un séjour d'environ 6 mois dans l'eau for-

Toutes les recherches sur le poids de l'encéphale sont encore possibles à poursuivre en l'absence de ce dernier, pourvu que l'on ait le crâne à sa disposition.

S'il s'agit d'un crâne humain, pour avoir le poids approximatif du cerveau qu'il contenait, il suffit de multiplier le volume crânien (1) par 0,87 (indice pondéral moyen de la capacité crânienne). Ce chiffre établi par L. Manouvrier (2), qui s'était basé pour le fixer sur le cubage d'une série de crânes dont le cerveau avait, d'autre part, été pesé, n'a qu'une valeur purement empirique; il ne représente pas la densité d'ensemble moyenne de la matière encéphalique, ni davantage la densité de tout ce que renferme, en outre, la boîte crânienne, liquide céphalo-rachidien, méninges et vaisseaux avec leur contenu sanguin, toutes parties de densité différente, puisqu'une grande partie de tout cela n'est pas pesé avec l'encéphale. On sait que la densité d'ensemble de la

molée salée qui est, comme je l'ai dit, notre liquide conservateur constant, deux cerveaux de jeunes gorilles avaient perdu, l'un 5,8 p. 100 et l'autre 6,3 p. 100 de leur poids. Ces chiffres sont très inférieurs à ceux constatés après séjour dans l'alcool, où la déperdition du poids encéphalique serait, d'après Bischoff, de 25 p. 100, d'après Broca (*Bull. Soc. Anthrop. de Paris* 1876) de 28 à 30 p. 100, d'après Marshall et d'après Symington de 35 p. 100, d'après Milne-Edwards de plus de 40 p. 100, d'après A. Keith de 50 p. 100, ces chiffres étant, bien entendu, proportionnels au degré de l'alcool et à la durée de l'immersion. Suivant A. Keith (*Journ. of Anatomy and Physiology*, vol. XXIX, 1895), l'immersion dans les solutions salines entraînerait une augmentation de poids. Les observations précitées de F. Coupin sur l'action de la solution formolée salée comparée à celle de l'alcool sont en accord avec cette donnée d'A. Keith : il est probable que l'action du sel et celle du formol se compensent en partie.

(1) La mesure de la capacité crânienne s'effectue suivant la technique qu'a indiquée Broca et dont l'exposé ne serait pas à sa place ici. Mais je me suis toujours étonné que, pour obtenir la capacité crânienne, l'on ne se soit pas borné à mesurer le volume du moulage endocrânien, ce qui conduirait à des résultats certainement beaucoup plus exacts que ceux que l'on obtient en cubant le crâne avec du plomb de chasse ou toute autre matière grenue. Je compte, au surplus, fixer prochainement les détails de la technique à suivre pour la mesure de la capacité crânienne par ce procédé.

(2) L. Manouvrier, Sur l'interprétation de la quantité dans l'encéphale et dans le cerveau en particulier (*Mém. Soc. Anthrop. de Paris*, 1885).

matière encéphalique est, chez l'Homme, non pas de 0,87, mais de 1,041 (Danilewsky) (1).

Un encéphale humain répondant à une capacité crânienne de 1 450 centimètres cubes doit, par conséquent, peser 1 261 grammes environ.

Reste à savoir si ce chiffre de 0,87 doit être accepté pour toutes les espèces mammaliennes. C'est peu probable, car il varie certainement non seulement avec la proportion qui change, suivant les types, de substance blanche et de substance grise, la première ayant toujours une densité un peu supérieure à la seconde (2), mais aussi avec l'importance que peuvent avoir les méninges, avec le développement des cavités épendymaires et, par conséquent, avec la quantité du liquide qui s'y trouve contenu, avec beaucoup d'autres facteurs encore.

Ce procédé indirect d'appréciation du poids encéphalique présente sur le procédé direct (pesée de l'encéphale) un avantage à un certain égard : nous verrons plus loin que le poids de l'encéphale diminue avec l'âge. Le procédé indirect élimine, lorsqu'il s'agit de vieux individus, cette cause possible d'erreur ; il donne approximativement le poids de l'encéphale tel qu'il eût été avant la régression sénile.

L'encéphale n'est pas seulement le siège des fonctions

(1) 1,031 chez le Chien d'après le même auteur. La densité de la masse encéphalique augmente chez l'Homme jusqu'à l'âge de vingt ans à peu près.

(2) Densité de la substance blanche : chez l'Homme, 1,043 ; chez le Chien, 1,035. Densité de la substance grise : chez l'Homme, 1,038 ; chez le Chien, 1,029 (Danilewsky).

Les rapports pondéraux des deux substances seraient les suivants dans l'encéphale de l'Homme d'après Danilewsky : substance grise, 39 p. 100 ; substance blanche, 61 p. 100.

Voir encore sur cette question de la densité de la matière encéphalique les travaux de Leuret et Métivier, Muschenbroek, Peacock, Sankee, Ch. Bastian, Buçknill.

intellectuelles, il tient sous sa dépendance les fonctions dites de la vie de relation envisagée de la façon la plus générale. Le problème que l'on poursuit en étudiant son poids est celui des rapports que ce poids peut avoir avec les fonctions intellectuelles d'une part et les autres fonctions de la vie de relation d'autre part. La masse du corps doit nécessairement, en ce qui concerne ces dernières, influer d'une manière quelconque sur le poids encéphalique ; il semble bien, en effet, *a priori*, que, comme on l'a fait observer, un organe de direction doive être par rapport à l'importance de ce qu'il dirige en quelque proportion de grandeur. Par contre, si l'intelligence ne peut pas être dite tout à fait indépendante du poids du corps, il ne paraît pas naturel de supposer qu'elle soit avec elle en un rapport bien étroit, et nous ne voyons pas non plus qu'il en soit ainsi. De ceci découle la position exacte du problème et, semble-t-il aussi, assez nettement, toute sa complexité : qu'est-ce qui, dans le poids d'un encéphale, répond d'une part à l'intelligence et, d'autre part, à la masse du corps ? Mais il faut bien savoir que, pour l'encéphale, le poids n'est pas tout. Pour apprécier sa valeur en tant qu'encéphale, c'est-à-dire en tant qu'organe des fonctions qu'il remplit, il faut aussi, et peut-être avant tout, tenir compte de sa structure, de la quantité de sa substance grise, où se trouvent massées les cellules ganglionnaires, seuls éléments vraiment actifs du cerveau, du nombre de celles-ci groupées dans un même espace, et, en ce qui concerne le cerveau antérieur, si l'on ne considère que la couche superficielle de cette substance grise, de son épaisseur et de son étendue, dont la richesse en plissements est l'expression, lorsque l'on s'adresse à deux cerveaux d'égal volume. Pour importante que soit cette remarque, nous en ferons cependant abstraction ici, pour ne considérer que le poids de l'encéphale ; ce n'est, en effet,

que celui-ci qu'il s'agit pour le moment d'essayer d'interpréter.

Il ressort manifestement de ce que nous apprend la physiologie que, dans l'encéphale, le siège de l'intellectualité doit être surtout placé dans le cerveau proprement dit. Ce serait donc le poids du cerveau ou télencéphale qu'il faudrait surtout envisager. Presque rien n'a été fait au point de vue de l'analyse, d'ailleurs très difficile à réaliser, du poids encéphalique ; nous nous bornerons donc à noter que le télencéphale tenant dans l'encéphale la plus grande place, augmentant régulièrement de volume toujours et partout, au moins chez les Mammifères (car dans les autres groupes de Vertébrés, il est loin d'en être toujours de même), au fur et à mesure que l'encéphale tout entier s'accroît, l'erreur que l'on fait en considérant le poids global de ce dernier est loin d'être aussi importante qu'on pourrait le supposer au premier abord.

Consignons enfin cette remarque avant de pénétrer au cœur de la question. Eu égard à la masse de leur corps, les Mammifères sont de tous les Vertébrés ceux chez lesquels l'encéphale est relativement le plus volumineux. Pour s'en rendre compte avec évidence, il suffit de se représenter ce qu'est un encéphale de gros Sélacien, le Squale pèlerin (*Cetorhinus maximus* Günner) par exemple [PE (poids encéphalique) estimé à 100 grammes environ par LEGENDRE (1) chez un individu de 6^{m},30, taille relativement réduite pour cette espèce où la longueur peut atteindre 14 mètres] ; de gros Reptile, comme la Tortue éléphantine [PE = 5^{gr},3 ; PS

(1) R. LEGENDRE, Sur des Squales pèlerins observés à Concarneau (*Bull. Soc. Zool. de France*, 1923).

(poids somatique) = 156 kilos chez un spécimen de la ménagerie du Muséum, nº 1925-434]; de gros Oiseau, comme l'Autruche (PE = 30 grammes environ), et de le comparer à celui d'un Mammifère de taille à peu près semblable. Il en résulterait que les Mammifères seraient, au point de vue intellectuel, les mieux partagés de tous les Vertébrés.

Cependant, les plus anciens d'entre eux dont on trouve les restes dans les couches éocènes les plus inférieures avaient, comme l'ont constaté Marsh et d'autres, un encéphale sensiblement moins développé que les Mammifères des couches plus récentes et que ceux d'aujourd'hui; cela indiquerait aussi qu'une spécialisation dans le sens de l'intellectualité s'est, au cours des temps, poursuivie dans tout le phylum mammalien.

f. — **Données préliminaires.**

1. — Poids absolu de l'encéphale.

Voici une liste de quelques Mammifères ordonnés suivant leur poids encéphalique très approximatif décroissant :

Balaenoptera Sibbaldi Gray (évaluation)	7 000	grammes.
Éléphant des Indes	5 500	—
Globicéphale	2 500	—
Tursiops tursio Fabr	1 800	—
Homme (moyenne)	1 360	—
Dauphin	1 000	—
Girafe	700	—
Chameau	600	—
Antilope canna	530	—
Hippopotame	530	—
Bison d'Amérique	520	—
Ursus maritimus Desm	500	—
Bœuf domestique	500	—
Phocaena communis Cuv	500	—
Kogia Grayi Wall. = *breviceps* Blainv. (Haswell)	455	—
Gorille	420	—
Orang-Outan	400	—
Gnou	290	—
Renne	270	—
Boselaphus tragocamelus L	270	—
Bubalis boselaphus Pall	250	—
Oryx leucoryx L	250	—
Tigre et Lion	250	—

Cervus hippelaphus Cuv	230 grammes.
Phoca vitulina L	225 —
Dugong	225 —
Daim	215 —
Lama	210 —
Tapir d'Amérique	170 —
Panthère	170 —
Cynocéphale papion	160 —
Hyaena crocuta Zimm	150 —
Phacochère	140 —
Loup	130 —
Gibbon siamang	130 —
Cervulus muntjac Zimm	120 —
Puma	120 —
Chamois	115 —
Atèle	115 —
Gibbon (*Hylobates lar* L.)	100 —
Mouton domestique	100 —
Chèvre naine du Sénégal	90 —
Porc domestique	90 —
Semnopithecus maurus Schreb. et *obscurus* Reid	70 —
Macacus cynomolgus L	70 —
Chacal	70 —
Cabiaï	70 —
Serval	50 —
Loutre	45 —
Coati	40 —
Cephalophus Maxwelli H. Sm	38 —
Unau	35 —
Chat domestique	30 —
Kinkajou	27 —
Lemur catta L	25 —
Agouti	20 —
Fennec	20 —
Tragule	15 —
Marmotte des Alpes	12 —
Tamarin	12 —
Lapin domestique	10 —
Phalanger renard	8 —
Ouistiti	7 —
Écureuil vulgaire	6 —
Sarigue	5 —
Rat (Surmulot)	3 —
Hérisson	2gr,50
Belette	2gr,50
Tupaïa minor Gunther	1gr,77
Lérot	1gr,20
Taupe d'Europe (moyenne)	0gr,96
Souris	0gr,40

On observera que les animaux qui composent cette liste, en même temps qu'ils sont ordonnés suivant le poids décroissant de leur encéphale, se trouvent aussi dans l'ensemble

ordonnés suivant la grandeur décroissante de leur corps, d'où il ressort que, dans l'ensemble, le poids de l'encéphale est chez eux et, jusqu'à un certain point, en rapport direct avec celui du corps. Il est pourtant à remarquer que l'ordination suivant la grandeur décroissante du corps n'est ici que dans l'ensemble. Certaines formes, en effet, d'une façon générale les Primates, occupent des rangs supérieurs à ceux qu'elles devraient occuper d'après leur poids somatique : l'Homme en particulier est bien au-dessus de la Girafe, de l'Hippopotame, de l'Ours blanc, beaucoup plus volumineux que lui. Tout en voyant, par l'examen de cette seule série, l'influence générale du poids du corps sur celui de l'encéphale, on aperçoit donc aussi l'existence d'une autre influence qui ne semble pouvoir être que celle de l'intellectualité. Quant à cette dernière d'ailleurs, et puisque, ces cas particuliers mis à part, l'ordination se trouve être suivant la décroissance de la grandeur du corps, les Mammifères pris dans leur ensemble doivent relativement peu différer. Seuls, ou à peu près seuls, les Primates, et parmi eux surtout l'Homme, s'écarteraient nettement à cet égard des autres types mammaliens, laissant constater chez eux les effets d'une véritable spécialisation dans le sens de l'intellectualité.

Si, au lieu de comparaisons entre animaux d'espèces différentes, il s'agissait de comparaisons entre animaux adultes de la même espèce mais de tailles différentes, comparaisons que l'on peut faire à l'intérieur de l'espèce Chien par exemple, ou de comparaisons entre animaux de la même espèce et de différents âges, toute choses relativement égales quant à l'intelligence individuelle, le cerveau se montrerait encore dans l'ensemble d'autant plus pesant que le poids du corps serait plus élevé.

Donc, partout, le poids du corps influe directement sur le poids encéphalique, c'est ce que prouve l'examen de ce

premier tableau ; mais il n'est pas seul à exercer une influence.

2. — *Poids relatif de l'encéphale.*

Pour résoudre le problème exposé au premier paragraphe de ce chapitre, et que la considération du seul poids absolu fait déjà apercevoir, la première idée qui devait venir à l'esprit est celle de calculer le rapport simple $\frac{PS}{PE}$ (poids relatif de Cuvier).

Voici une liste de Mammifères ordonnés suivant leur poids encéphalique relatif décroissant :

Ouistiti	15	grammes (l'encéphale fait donc ici la 15e partie environ du poids du corps).
Musaraigne	23	grammes.
Tamarin	25	—
Belette	27	—
Tupaïa javanica Horsf	40	—
Souris	40	—
Vespertilio mystacinus Leisler	42	—
Homme	45	—
Kinkajou	45	—
Sciurus carolinensis Gm	60	—
Sciurus vulgaris L	65	—
Gibbon siamang	75	—
Phoca vitulina L	80	—
Cephalophus Maxwelli H. Sm	88	—
Chimpanzé	90	—
Phocaena communis Cuv	90	—
Taupe d'Europe	93	—
Tragule	98	—
Chat domestique	100	—
Cobaye	100	—
Rat (Surmulot)	110	—
Agouti	112	—
Sciurus bicolor Sparrm	116	—
Chien domestique (fox-terrier)	120	—
Lemur catta. L	120	—
Pteropus edulis E. Geoffr	120	—
Cervulus muntjac Zimm	122	—
Loutre	125	—
Semnopithecus maurus Schreb	125	—
Unau	137	—
Lapin de garenne	140	—

Panthère	170	grammes.
Daim	175	—
Orang-Outan	200	—
Civette	200	—
Gorille	220	—
Hyaena crocuta Zimm	220	—
Hérisson	225	—
Renne	236	—
Didelphys virginianus Kerr	250	—
Chèvre domestique	300	—
Myrmecophaga jubata L.	300	—
Lapin domestique	300	—
Puma	320	—
Bubalis boselaphus Pall	336	—
Mouton (Shropshire)	350	—
Lama	350	—
Bubalis caama F. Cuv	370	—
Cervus hippelaphus Cuv	380	—
Gnou	380	—
Ane domestique	450	—
Cabiaï	457	—
Ursus maritimus Desm.	470	—
Phacochère	500	—
Boselaphus tragocamelus Pall	528	—
Oryx leucoryx L	540	—
Lion	550	—
Éléphant des Indes	560	—
Cheval domestique	600	—
Pangolin de Java	615	—
Girafe	780	—
Bison d'Amérique	900	—
Tapir d'Amérique	950	—
Bœuf domestique	1 000	—
Chameau	1 000	—
Porc domestique (1)	1 100	—
Hippopotame	2 780	—

Contrairement à ce que l'on a observé dans la série précédente (poids absolu), ce sont ici, dans l'ensemble, les plus petits animaux qui tiennent la tête, les plus gros étant en queue, ce qui veut dire que ce sont les premiers qui ont le plus d'encéphale par rapport au poids de leur corps. Les animaux dont l'intelligence paraît *a priori* être la plus grande gagnent en quelque sorte des rangs, c'est-à-dire se classent parmi les animaux d'une taille beaucoup moindre que la leur.

(1) Le poids moyen du Porc domestique étant estimé à 100 kilogrammes (douze mois). Voir Lawson G. Lowrey, Prenatal growth of the Pig (*The American Journal of Anatomy*, vol. XII, 1911-1912). Cet auteur considère l'encéphale comme pesant en moyenne 90 grammes.

D'autre part, à intelligence supposée égale, le poids relatif favorise toujours les animaux les plus petits ; en d'autres termes, le cerveau est d'autant plus lourd par rapport au corps que ce dernier est moins pesant chez des animaux à intelligence supposée égale. On a par exemple :

		PE.	PS.	Poids relatif.
I.	Chat (1)	30	3 000	100
	Puma	120	40 000	320
	Lion	250	135 000	550
II.	*Fennecus zerda* Zim. ♂ (nº 1927-31, R. Anthony)	19	679	17
	Vulpes alopex L. ♂ (nº 1925-21, R. Anthony)	45	4 700	104
III.	*Cephalophus Maxwelli* H. Sm. (Dubois)	38	3 357	88
	Mouton Shropshire (Hrdlicka)	98	34 740	350
	Boselaphus tragocamelus Pall. ♀ (nº 1924-389, R. Anthony)	265	140 000	528
	Bœuf. 2 taureaux vendéens (Lapicque)	480	540 000	1 125
IV.	*Sciurus vulgaris* L. (Dubois)	6	389	65
	Sciurus bicolor Sparrm. (Kohlbrugge)	12	1 400	116
V.	Souris	0,40	16	40
	Rat (Surmulot)	3	330	110
VI.	Cobaye (moyenne, R. Anthony)	5	500	100
	Cabiaï ♂ (nº 1921-322, R. Anthony)	71	32 500	457

Au surplus, il en serait de même si l'on procédait à des comparaisons semblables entre animaux adultes de la même espèce, mais de différentes tailles (comme dans l'espèce chien) ou de différents âges : à intelligence égale, le poids relatif favoriserait toujours les organismes les plus petits.

De ceci résulte une très importante conséquence et qui fait immédiatement voir que ce n'est pas par ce que l'on appelle le poids relatif (rapport simple du poids encéphalique au

(1) Les chiffres de la première série (Félins) sont d'ensemble et approximatifs. Les chiffres de la seconde série (Canidés), ceux de la troisième (Ruminants cavicornes), ainsi que ceux de la quatrième (Rongeurs, de la famille des Sciuridés) et de la sixième (Rongeurs de la famille des Cavidés) sont des données particulières et exactes.

Les chiffres de la cinquième série (Muridés) sont d'ensemble et approximatifs.

poids du corps) que l'on peut être conduit à la solution du problème posé. Au début, en considérant seulement le poids absolu, nous avons vu que le poids de l'encéphale n'est ni rigoureusement, ni toujours, en raison directe du poids du corps, et ceci nous a fait penser à l'intervention d'autre chose que le poids du corps pour le déterminer. En considérant maintenant le poids relatif, nous sommes amenés à penser que si, chez les animaux d'intelligence égale, le poids de l'encéphale varie certainement avec le poids du corps, ce n'est pas suivant une simple proportionnalité à la puissance 1 : s'il en était ainsi, le poids relatif devrait en effet, chez les animaux d'intelligence égale, rester égal lorsque le poids somatique augmente ; or il s'abaisse, comme nous l'avons vu.

Concluons donc. Pour résoudre le problème que nous avons posé au début, c'est-à-dire pour interpréter le poids de l'encéphale, il faut : ou bien renoncer à utiliser le poids du corps, ou bien, si on veut l'utiliser, essayer de découvrir, en ce qui le concerne, un facteur de proportionnalité autre que la puissance 1. Et l'on est ainsi amené à penser que toute la complexité du problème doit résider : 1° en ce que, dans le poids du cerveau, il existe quelque chose qui est plus ou moins indépendant de la masse somatique ; 2° en ce que, dans le poids du corps, il existe quelque chose qui n'a rien à voir dans la détermination du poids encéphalique. En somme, le problème comporte deux inconnues ; il doit être, si l'on peut dire, attaqué de deux côtés à la fois.

γ. — Interprétation de la quantité dans l'encéphale.

La première tentative d'interprétation appartient à Brandt (1). Ce qu'il faut considérer pour cet auteur, c'est

(1) A. Brandt, Sur le rapport du poids du cerveau à celui du corps chez différents animaux (*Bull. Soc. imp. des Natur. de Moscou*, 1867, t. XL).

le rapport qui existe entre la grandeur d'un animal et la quantité de travail physiologique qu'il produit. Les petits animaux ont, par rapport à leur poids, plus de surface que les grands. Ayant plus de surface, ils ont aussi relativement plus d'échanges de toutes sortes avec leur milieu, puisque c'est par sa surface somatique qu'un animal est en relation avec son milieu ; les fonctions des petits animaux sont donc plus actives que celles des grands, et c'est pour cela que, toutes choses égales, ils doivent avoir plus d'encéphale. Dans la grandeur du corps, c'est par conséquent la surface, et non pas le poids, qui influe sur le poids encéphalique. On remarquera que Brandt ne voyait que le second côté de la question ; il apercevait bien que ce n'est pas, à parler rigoureusement, le poids du corps qui détermine le poids encéphalique, mais, mal informé des véritables fonctions du cerveau, comme l'indique le seul énoncé de son idée directrice, il n'envisageait pas ce qui, dans le poids encéphalique, peut ne pas être proportionnel à la grandeur du corps.

Quoi qu'il en soit, le travail de Brandt marque le premier pas fait dans la voie de la solution.

Ses idées furent adoptées successivement par Bischoff (1), par Fürbringer (2) et enfin par Snell (3), qui eut le mérite d'essayer de les exprimer en langage mathématique.

Pour ce faire, Snell, et ceci est (nous en verrons plus tard la raison) à remarquer avec soin, s'attacha à trouver le moyen d'utiliser le poids du corps plus facilement constatable que sa surface. Il faisait le raisonnement suivant : Comme, par nécessité géométrique, chez deux animaux semblables, les

(1) Th. L. W. V. Bischoff, *Das Hirngewicht des Menschen*, Bonn, 1880

(2) Max Fürbringer, *Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel*, II, Amsterdam, 1888.

(3) *Archiv. f. Psychiatrie*, 1891, Bd. XXIII, et *Sitzungsb. der Gesellsch. f. Morphol. und Physiol.*, Munchen, 1891.

surfaces sont entre elles comme les puissances $\frac{2}{3}$ (0,66) des poids corporels, ce doit être suivant une puissance du poids du corps très voisine de 0,66 que varie le poids de l'encéphale chez des animaux d'intelligence supposée égale. Mais, avec l'application de cette donnée, les petits animaux se trouvaient encore, comme dans la sériation suivant le poids relatif de Cuvier, nettement favorisés par rapport aux grands. Ceci tient à ce que, dans les recherches de Snell, il n'était pas encore tenu compte du point de vue qui, comme je l'ai dit, avait complètement échappé à Brandt.

C'est à L. Manouvrier que revient le très grand merite d'avoir non seulement permis le premier de poser la question comme nous l'avons fait depuis le début, non seulement d'en avoir fourni le premier la solution théorique, mais même d'en avoir donné, au moins pour une certaine catégorie de cas, une solution pratique acceptable. On peut dire qu'après les recherches de Manouvrier on possédait véritablement la clef du problème.

L. Manouvrier a supposé, en 1885 (1), par conséquent bien avant les recherches de Snell, lequel ignorait ses travaux, que, chez tout animal, la masse de l'encéphale pouvait être considérée comme théoriquement constituée de deux quantités qu'il a désignées respectivement par les lettres i et m, i représentant la quantité consacrée à l'exercice de l'intelligence, m celle qui correspondrait à l'innervation du corps ; celle-ci étant proportionnelle à sa masse, ou plus exactement à la masse de sa partie active, on peut écrire : e (masse de l'encéphale) $= i + m$, ou plus correctement, comme l'observe

(1) L. Manouvrier, Sur l'interprétation de la quantité dans l'encéphale et dans le cerveau en particulier (*Mém. Soc. Anthrop. de Paris*, 2e série, t. III, 2e fasc., 1885).

LAPICQUE : $e = i + km$. Faisons immédiatement remarquer avec l'auteur, qui n'a pas manqué de faire cette très importante réserve déjà indiquée d'ailleurs dans l'exposé que j'ai fait de la question, que i ne peut pas être considéré comme complètement indépendant de la masse somatique. MANOUVRIER n'a, par conséquent, eu la prétention que de fournir ce qu'il appelle un *compromis d'investigation.*

Sa formule où il est donc fait état, dans le poids du cerveau, d'une certaine quantité plus ou moins indépendante de la masse du corps, point de vue, et ceci est très important à noter, qui avait complètement échappé à BRANDT et à ses continuateurs, se prête fort aisément aux calculs. Si l'on connaît le poids encéphalique et le poids somatique de deux animaux supposés d'intelligence égale, il est facile de calculer pour chacun d'eux i et k à partir de ces deux poids encéphaliques et de ces deux poids somatiques.

Mais, puisque, dans la formule ainsi posée, il n'est pas tenu compte du second côté de la question, c'est-à-dire, puisque le corps est envisagé tout entier et non pas seulement sa partie active, on comprendra que l'application ne puisse pas conduire à des résultats satisfaisants (1); L. MANOUVRIER l'avait d'ailleurs immédiatement aperçu. Le poids du corps, pensa-t-il, ne peut pas être pris comme terme direct de comparaison, et ceci parce que, dans le poids du corps, entre un ensemble d'éléments, la graisse par exemple, qui n'ont rien à voir avec le système nerveux. Aussi s'est-il efforcé de substituer au poids du corps celui de quelque organe représentant

(1) A titre d'exemple, et, comme le fait remarquer L. LAPICQUE (Le poids du cerveau et l'intelligence in *Traité de Psychologie* de G. DUMAS, Paris, Alcan, 1924, p. 74), si on prend deux animaux d'espèces différentes et voisines, mais supposés d'intelligence égale, soient le Puma et le Chat, et que l'on calcule pour eux a valeur de i, en partant du poids de leur encéphale et de celui de leur corps, on parvient à des valeurs de cette quantité qui sont loin d'être identiques : i serait, par exemple, de 22gr,40 chez le Chat et de 90 grammes chez le Puma.

plus exactement sa partie active. Partant de cette idée que la principale fonction non directement intellectuelle du cerveau est une fonction motrice, il s'était arrêté au poids du fémur comme étant l'os dont le développement suit le plus parallèlement le développement squelettique total et l'avait utilisé au calcul de la quantité i.

Soient deux groupes d'individus supposés d'intelligence égale, mais très inégaux quant à la masse active du corps ; E et E′ représentant les poids moyens de l'encéphale, F et F′ les poids fémoraux moyens. On a :

$$\frac{m}{F} = \frac{E - E'}{F - F'},$$

d'où l'on tire :

$$m = \frac{(E - E') \times F}{F - F'}.$$

m une fois connu, on obtient i par simple soustraction, puisque $i = E - m$. Enfin, la quantité i étant égale par hypothèse dans les deux groupes envisagés, on obtient facilement la quantité m' ($m' = E' - i$). Ceci fait, on peut calculer séparément les rapports $\frac{m}{F}$ et $\frac{m'}{F'}$ et, faisant la moyenne des deux quotients, on obtient un coefficient moyen (f) représentant la quantité d'encéphale qui correspond à un gramme de fémur ; ce coefficient permet de calculer la quantité i chez tous les individus analogues à ceux des deux groupes utilisés [$i = E - (F \times f)$] (1). Cet ingénieux procédé de calcul imaginé par MANOUVRIER répond tout à la fois aux deux côtés de la question. L'auteur l'appliqua d'abord à l'espèce humaine (2), puis à l'espèce chien (3).

(1) Voir L. MANOUVRIER, Sur un procédé d'analyse du poids cérébral (*C. R. Soc. Biologie*, 27 juin 1891).

(2) L. MANOUVRIER, *loc. cit.* (*Mém. Soc. d'Anthrop. de Paris*, 1885).

(3) L. MANOUVRIER, *loc. cit.* (*C. R. Soc. Biologie*, 1891).

Plus tard, Ch. Richet (1) s'étant livré sur cette dernière espèce à des recherches analogues, mais en utilisant le poids du foie au lieu de celui du fémur, ceci donna à Manouvrier l'occasion d'appliquer à nouveau son procédé de calcul, mais en se servant de chiffres beaucoup plus nombreux ; il parvint, avec le foie, comme avec le fémur, à des résultats qui, ainsi que nous le montrerons, étaient aussi satisfaisants qu'en l'occurrence il était possible de le désirer. Notons encore que Parrot avait proposé pour le même objet l'utilisation du poids du cœur.

En 1897, Dubois (2) ignorant les recherches de L. Manouvrier, mais bien informé de celles de Brandt et de Snell, et s'en inspirant, voyant bien aussi qu'elles n'aboutissaient pas et ne pouvaient pas aboutir à résoudre le problème, dont au surplus aucune des données ne lui échappait, entreprit de le traiter de façon purement empirique. Étant donnés deux animaux voisins et qui peuvent être considérés comme semblables, notamment au point de vue des facultés intellectuelles, dont les poids somatiques sont respectivement S et S′ et les poids encéphaliques E et E′, à quelle puissance (*r*) faut-il élever S et S′ pour qu'on ait $\frac{E}{E'} = \left(\frac{S}{S'}\right)^r$?

Dubois a ainsi calculé la valeur de *r* pour plusieurs paires d'espèces semblables, notamment au point de vue intellectuel, mais différant aussi considérablement que possible par le poids de leur corps :

Simia satyrus L. et *Hylobates syndactylus* Desm.
Simia satyrus L. et *Hylobates leuciscus* Kuhl.
Oryx beisa Rupp. et *Cephalophus Maxwelli* H. Sm.

(1) *C. R. Soc. Biologie*, mai 1891. Voir aussi *Travaux du laboratoire de M. Ch. Richet*, vol. II, Paris (F. Alcan, 1894).

(2) Eug. Dubois, Sur le rapport du poids de l'encéphale avec la grandeur du corps (*Bull. Soc. Anthrop. de Paris*, 1897).

Felis concolor L. et *Felis domestica* Gm.
Felis leo L. et *Felis domestica* Gm.
Mus decumanus Pall. et *Mus musculus* L.
Sciurus bicolor Sparrm. et *Sciurus vulgaris* L.

Il a ainsi toujours obtenu une valeur de *r*, non pas égale à 0,66, mais bien variant entre 0,54 et 0,58, soit en moyenne 0,56, par conséquent sensiblement inférieure à la valeur théorique de 0,66. Si l'on généralise, on peut donc écrire que, chez les Mammifères, $E = K \times S^{0,56}$; 0,56 (valeur de *r*) est appelé par Dubois l'*exposant de relation*, et le facteur de proportionnalité K, le *coefficient de céphalisation* ; il doit théoriquement renseigner, bien entendu d'une manière très approximative, sur la valeur intellectuelle du sujet considéré.

Ce qu'il est intéressant de rechercher pour un Mammifère donné dont on connaît le poids de l'encéphale et celui du corps, c'est donc la valeur de K :

$$K = \frac{E}{S^{0,56}}.$$

En raison des applications nombreuses qu'a eues, en ces dernières années, le procédé de Dubois, il n'est pas inutile d'indiquer comment peut, dans la pratique, s'effectuer le calcul de K. Soit un Chacal adulte et mâle (*Canis aureus* L.) dont le poids somatique est de 13 000 grammes et le poids encéphalique 66 grammes. On cherche le logarithme de 13 000 : c'est 4,11. On multiplie 4,11 par 0,56 et on obtient 2,3016. On cherche de quel chiffre ce nombre est le logarithme : c'est 200. $13\,000^{0,56} = 200$. On divise le poids de l'encéphale 66 par 200 et on obtient : 0,33. C'est la valeur de K pour l'individu Chacal qui a servi d'exemple.

Le procédé de Dubois doit être considéré, et ainsi que l'a reconnu Manouvrier lui-même (1), comme un indéniable

(1) *Bulletin et Mémoires Soc. d'Anthropologie de Paris*, 1907.

perfectionnement du procédé de MANOUVRIER, le perfectionnement consistant essentiellement en ce que DUBOIS est parvenu à s'exprimer en un langage mathématique correct. Son coefficient de céphalisation lui a permis, en ce qui concerne les comparaisons entre espèces, d'établir des séries qui concordent à peu près avec ce que nous pensons de l'intellectualité comparée des divers types.

Mais on remarquera que, même dans le champ où il paraît le plus indiqué de l'utiliser, le procédé de DUBOIS laisse encore subsister de nombreuses anomalies dont LAPICQUE et LEGENDRE se sont efforcés de découvrir les causes.

Il existe en somme deux procédés pour l'interprétation du poids de l'encéphale.

1° Le procédé de MANOUVRIER, procédé raisonné qui procède du souci d'éliminer le poids somatique, celui-ci étant remplacé par le poids d'un organe représentant plus exactement la partie active du soma. Notons que MANOUVRIER a eu surtout en vue les comparaisons à l'intérieur d'une même espèce.

2° Le procédé de DUBOIS, fondé sur l'empirisme, et où le poids du corps est utilisé, mais en l'élevant à une certaine puissance qui se trouve être celle de 0,56. Notons que DUBOIS a eu surtout en vue les comparaisons d'espèce à espèce.

Les deux procédés ne constituant l'un et l'autre, — et les auteurs eux-mêmes sont complètement d'accord sur ce point, — que des compromis d'investigation, il serait imprudent de vouloir les considérer comme capables de donner une mesure numérique des facultés intellectuelles. Quoi qu'il en soit, maintenant que nous les connaissons, nous allons essayer d'interpréter, en en faisant usage, la quantité encéphalique dans les différents cas susceptibles d'être envisagés.

1. — Comparaison des animaux d'espèces différentes.

Considérant que la principale fonction non directement intellectuelle du cerveau est une fonction motrice, Manouvrier avait, comme je l'ai dit, choisi pour l'exprimer le poids du fémur qui, pensait-il avec raison, suit le plus parallèlement le poids squelettique total. Ceci est vrai si l'on opère à l'intérieur d'une même espèce, et c'était là le seul objectif de Manouvrier; mais, si l'on veut comparer diverses espèces, il n'en est plus ainsi. Toutes les formes mammaliennes aquatiques, Carnassiers pinnipèdes, Siréniens, Cétacés, ont subi une régression des membres postérieurs qui est tellement poussée à l'extrême, au moins chez les deux derniers, qu'ils n'en présentent plus que des vestiges infimes ; de même, quoique à un beaucoup moindre degré, tous les Mammifères sauteurs, à quelque groupe qu'ils appartiennent (Kanguroos, Gerboises, Pedetes, Macroscélides), présentent une réduction du fémur que compense un grand développement du tibia. Des remarques analogues pourraient être faites à propos de n'importe quel autre élément du squelette, de telle sorte que l'on ne pourrait s'arrêter à aucune élection. En somme, il est impossible de choisir, pour la comparaison des Mammifères entre eux, un élément de signification motrice. En raison même de la rigueur à laquelle il vise, le procédé de Manouvrier se trouve ici manquer de la souplesse indispensable à des comparaisons aussi larges que le sont celles que l'on peut faire entre animaux d'espèces différentes.

Remarquons au surplus qu'il serait bien difficile de vouloir abandonner l'idée qui fit choisir à Manouvrier un élément du squelette à rôle intensément locomoteur, pour utiliser le cœur, suivant la proposition que fit autrefois Parrot ou,

comme le fit Richet, un organe à rôle purement trophique comme le foie. Aucune tentative qui permettrait d'utiliser pour la comparaison des Mammifères entre eux le procédé de Manouvrier n'a encore été faite, à mon su du moins.

D'autre part, si l'on prend bien soin d'éliminer : 1° les non-adultes ; 2° les individus émaciés ; 3° les individus surchargés de graisse, on parvient, avec le procédé de Dubois, à des résultats acceptables.

Si nous classons, en effet, d'après leur coefficient de céphalisation décroissant quelques Mammifères choisis parmi tous ceux pour lesquels ce coefficient a été calculé, voici la liste que l'on obtient :

Homo sapiens L. (Vierordt) (moyenne de 25 ♂ et de 33 ♀).	2,89
Prodelphinus dubius G. Cuv. (Lapicque)	2,25
Elephas indicus L. ♂ (Crisp)	1,24
Globicephalus melas Traill. (Pettit)	1,20
Phoca vitulina L. (Max Weber)	1,02
Hylobates syndactylus Desm. ♀ (Eug. Dubois)	0,76
Simia satyrus L. ♂ (Deniker et Boulart)	0,74
Macacus cynomolgus L. ♂ (n° 1926-138) (R. Anthony)	0,74
Hylobates leuciscus Kuhl. (Eug. Dubois)	0,69
Chiromys madagascariensis E. Geoffr. (Waterlot)	0,67
Cervus dama L. ♂ (n° 1923-2473) (R. Anthony)	0,59
Camelus dromedarius L. ♂ (n° 1925-391) (R. Anthony)	0,55
Cervulus muntjac Zimm. ♀ (n° 1924-403) (R. Anthony)	0,55
Rangifer tarandus L. ♀ (n° 1924-5) (R. Anthony)	0,55
Cervulus muntjac Zimm. ♀ (n° 1925-265) (R. Anthony)	0,54
Ursus maritimus Desm. (Max Weber)	0,50
Hapale jacchus L. (n° 1924-376) (R. Anthony)	0,50
Cercoleptes caudivolvulus Pall. (n° 1926-96) (R. Anthony)	0,50
Fennecus zerda Zimm. ♂ (n° 1927-31) (R. Anthony)	0,50
Danis horribilis Ord. (Hrdlicka)	0,49
Ursus maritimus Desm. (n° 1918-65) (R. Anthony)	0,48
Midas rosalia L. ♀ (Eug. Dubois)	0,48
Equus caballus L. (Colin) (moyenne de 30 ♂ et ♀)	0,45
Rupicapra tragus Gray. ♂ très vieux (n° 1924-62) (R. Anthony)	0,45
Hyaena crocuta Zim. ♀ (n° 1926-15) (R. Anthony)	0,44
Ursus arctos L. ♂ (Max Weber)	0,44
Rangifer tarandus L. ♂ (n° 1925-410) (R. Anthony)	0,44
Cephalophus dorsalis Gray (n° 1923-2489) (R. Anthony)	0,43
Connochaetes gnu Zimm. ♀ (n° 1926-343) (R. Anthony)	0,43
Semnopithecus maurus Schreb. ♂ (Eug. Dubois)	0,42
Buffelus pumilus Turton (*brachyceros* Gray). ♂ (n° 1926-12) (R. Anthony)	0,42

Oryx beisa Rupp. ♂ (Eug. Dubois) 0,42
Oreas canna Desm. ♂ (n° 1925-396) (R. Anthony) 0,41
Cervus hippelaphus Cuv. ♂ (n° 1922-369) (R. Anthony) .. 0,41
Auchenia huanachus Malmo ♀ (var. *domestica*) (n° 1925-200) (R. Anthony) 0,39
Cephalophus Maxwelli H. Sm. (Eug. Dubois) 0,39
Antilope cervicapra Pall. ♂ (n° 1927-9) (R. Anthony) 0,37
Lutra lutra L. ♀ (n° 1923-2492) (R. Anthony) 0,36
Boselaphus tragocamelus Pall. ♀ (n° 1924-389) (R. Anthony). 0,35
Bison americanus Gm. ♂ (n° 1925-36) (R. Anthony) 0,35
Felis concolor L. ♂ (Max Weber) 0,34
Canis aureus L. ♂ (n° 1922-402) (R. Anthony) 0,33
Oryx leucoryx L. ♀ (n° 1926-16) (R. Anthony) 0,33
Camelus bactrianus L. ♀ (n° 1926-151) (R. Anthony) 0,33
Felis domestica Gm. ♂ (Max Weber) 0,32
Choloepus didactylus L. ♂ (n° 1926-135) (R. Anthony) 0,31
Procyon lotor L. ♀ (Max Weber) 0,31
Canis familiaris L. Bernh. (Rudinger) 0,29
Lemur catta L. ♀ (G. Petit) 0,28
Dasyprocta aguti L. ♂ (n° 1925-251) (R. Anthony) 0,27
Coelogenys paca L. ♀ (n° 1924-105) (R. Anthony) 0,27
Phacochoerus africanus Gm. ♂ (n° 1925-406) (R. Anthony). 0,27
Viverra civetta Schreb. ♂ (Max Weber) 0,26
Phacochoerus africanus Gm. ♀ (n° 1925-407) (R. Anthony) .. 0,25
Mustela vulgaris Briss. ♂ (n° 1925-239) (R. Anthony) 0,25
Tragulus meminna Erxleb. ♂ (n° 1925-164) (R. Anthony) ... 0,23
Microcebus minor E. Geoffr. (Walerlot) 0,22
Tragulus javanicus Pall. ♂ (Eug. Dubois) 0,22
Macropus rufus Desm. ♀ (n° 1924-377) (R. Anthony) 0 22
Sciurus vulgaris L. ♂ (Eug. Dubois) 0,21
Sciurus bicolor Sparrm. ♂ (Kohlbrugge) 0,20
Putorius foetidus L. ♀ (Max Weber) 0,19
Tupaia minor Gunther (moyenne de 3 individus) (W. E. Le-gros Clark) 0,19
Hippopotamus amphibius L. ♀ (Max Weber) 0,18
Lapin de garenne (moyenne de 5 individus) (Lapicque) 0,17
Hippopotamus amphibius L. ♀ (n° 1924-134) (R. Anthony). 0,16
Halicore dugong Erxleb. ♀ (G. Petit) 0,18
Arctomys marmotta L. ♀ (n° 1924-87) (R. Anthony) 0,15
Macropus rufus Desm. ♂ (Max Weber) 0,15
Porc domestique (Lawson G. Lowrey) (moyenne de 4 individus : 2 ♂ et 2 ♀) 0,14
Erinaceus europaeus L. (moyenne de 4 individus) (R. Anthony). 0,12
Lapin domestique (moyenne de 3 individus) (Lapicque) ... 0,11
Myoxus nitella F. Cuv. (R. Anthony) (moyenne de 3 individus : n°s 1924-211, 214, 215) 0,10
Mus decumanus Pall. ♂ (Eug. Dubois) (moyenne de 3 individus) 0,07
Didelphys virginianus Kerr. ♂ (Max Weber) 0,06
Sorex vulgaris L. (Snell) 0,05

Dans l'ensemble, les Mammifères paraissent ici classés suivant un ordre qui répondrait à peu près à ce que nous pouvons supposer et penser de leur valeur intellectuelle : l'Homme est en tête de la liste, et en queue, avec l'Hippopotame, des Marsupiaux, des Rongeurs et des Insectivores.

On constate cependant des faits d'apparence manifestement anormale : ainsi, par exemple, les Mammifères aquatiques, les Cétacés en particulier et, de même, la Loutre qui s'écarte à cet égard des autres Mustélidés (*Mustela, Putorius*), occupent un rang trop élevé pour ne pas surprendre. Legendre (1) a cherché comment pouvait, en dehors d'une supériorité intellectuelle qui lui paraît difficile à admettre, s'expliquer ce phénomène, et il a conclu qu'il était probable que le grand volume de l'encéphale de ces animaux était dû à la grande épaisseur qu'il a constatée de la gaine de myéline de leurs axones. Ce ne serait donc pas à leur intelligence plus développée que les Mammifères aquatiques devraient l'élévation de leur coefficient de céphalisation. Peut-être la même explication doit-elle aussi valoir pour les Éléphants, dont le coefficient de céphalisation se montre également considérable ?

D'autre part, Dubois a remarqué que l'emploi de l'exposant de relation 0,56 ne conduit pas à des résultats satisfaisants si on l'emploie pour les Chauves-Souris ; il a déterminé, toujours empiriquement, que c'est à peu près exactement celui de 0,66 dont il faut faire usage chez les Chiroptères (2).

(1) R. Legendre, Note sur le système nerveux central d'un Dauphin (*Arch. d'Anat. microscop.*, t. XIII, fasc. 3, 1912).

(2) Les calculs de Waterlot, opérant sur des Microchiroptères du Dahomey et de Madagascar, l'ont conduit même au chiffre de 0,694 ; toujours d'après cet auteur, l'exposant de relation ne serait que de 0,62 chez les Megachiroptères. Voir G. Waterlot, Contribution à l'étude du poids encéphalique en fonction de la grandeur corporelle dans la série des Mammifères (*Diplôme d'études sup. de Sc. nat.*, Paris, 1920).

Ceci tiendrait, dit-il, à ce que, lorsque, chez eux, le cerveau augmente de volume, c'est surtout la substance blanche qui augmente : on ne voit pas en effet le neopallium de ces animaux se plisser d'autant plus à mesure qu'il augmente de taille, comme on le constate presque toujours ailleurs.

Il est probable que les Siréniens, dont le cerveau relativement volumineux est à peu près lisse, doivent se comporter à cet égard comme les Chiroptères, mais on manque encore en dépit du renseignement fourni par G. Petit sur le Dugong (voir p. 50) de données suffisantes sur leurs poids encéphalique et somatique (1).

Une troisième remarque est celle-ci d'ordre plus général : les Équidés et les grands Ruminants ont un coefficient de céphalisation qui atteint souvent ou même dépasse 0,45 ; celui des Canidés et des Félidés tourne autour de 0,35. Les premiers seraient-ils dans une semblable proportion plus intelligents que les seconds ? Le cas du Lapin et du Rat cité aussi par Lapicque est exactement du même ordre. Mais, fait remarquer cet auteur, l'œil, par conséquent la vision, est beaucoup plus développé chez les Équidés et les grands Ruminants que chez les Canidés et les Félidés ; le coefficient oculaire (quotient du diamètre de l'œil par la racine huitième du poids du corps), est de 10 chez les Ruminants, de 6,5 seulement chez les Canidés. La supériorité cérébrale des Ruminants sur les Canidés serait donc purement visuelle (2).

Il me paraît que l'on réaliserait un perfectionnement de la méthode si l'on essayait de combiner les deux procédés de Manouvrier et de Dubois, celui-ci ayant pour lui l'avan-

(1) Voir p. 212 et 213.

(2) L. Lapicque, La grandeur de l'œil et l'appréciation du poids encéphalique (*C. R. Académie des Sciences*, juillet 1908 et décembre 1910). — Le poids du cerveau et l'intelligence (in *Traité de Psychologie* de G. Dumas, Paris, Alcan, 1924). Voir aussi à ce sujet G. Waterlot *loc. cit.*

tage de fournir un chiffre qui, parle à l'esprit, tout en lui en imposant sans doute, mais qui incontestablement, le satisfait, au moins en quelque mesure, celui-là basé sur cette idée éminemment raisonnable de substituer au poids du corps celui d'un organe représentant plus exactement sa partie active : il faudrait établir une formule calquée sur celle de Dubois et où le poids du corps serait remplacé par le poids d'un organe comme le cœur par exemple (auquel, faute de mieux, on serait peut-être obligé de s'arrêter), exprimant sa partie active, élevé à une puissance que l'on pourrait calculer empiriquement, comme l'a fait Dubois. Pas plus évidemment que le poids du fémur, le poids de l'œil, qui varie dans de si grandes proportions chez les divers Mammifères et suivant leurs diverses adaptations, ne pourrait être choisi, mais les résultats que Lapicque a obtenus en calculant et en utilisant un correctif oculaire valable pour certains cas montrent bien la réalité du desideratum que je viens d'essayer de formuler.

2. — *Comparaison des animaux d'une même espèce.*

J'ai montré ailleurs (1) que l'espèce, à condition qu'on prenne ce mot dans un sens très étroit, celui de lignée, à la manière dont l'entendait par exemple Jordan (espèces jordaniennes), c'est-à-dire voulant signifier une série d'individus descendant les uns des autres et non pas, suivant la conception le plus habituellement adoptée, un groupement basé sur un ensemble de caractères communs, quelle que soit au surplus la façon dont on les choisisse, était tout autre chose qu'un *universel*, c'est-à-dire un simple mot, répondant au

(1) Voir R. Anthony, Le déterminisme et l'adaptation morphologiques en biologie animale. Ire partie, chap. II, p. 11 à 29 (*Arch. de Morph. gén. et exp.*, vol. XIV, Paris, Doin, 1922).

contraire à une réalité. C'est même certainement l'espèce ainsi comprise, et non pas l'individu, qui est vraiment la chose vivante. L'espèce lignée correspond exactement, en effet, à la définition de ce que nous appelons *une chose* : elle ne peut cesser d'être que sous l'action d'agents extérieurs, en fait, de deux façons, soit qu'elle s'éteigne, soit qu'elle se transforme en une autre espèce. Retournant la formule de Lamarck, on peut donc, sous la réserve d'entendre l'espèce comme je viens de le faire, dire que c'est l'espèce seule qui compte et l'individu qui ne compte pas.

Cette conception me paraît devoir dominer toute étude de la variabilité d'un caractère à l'intérieur d'une espèce donnée : si celle-ci n'est pas envisagée comme une série d'individus descendant les uns des autres, étudier, à l'intérieur d'une espèce, la variabilité d'un caractère est en effet complètement dépourvu de sens, puisqu'alors l'espèce n'a qu'une valeur conventionnelle et qu'une signification verbale, en d'autres termes qu'elle n'est rien.

Mises à part les variations résultant de l'action du milieu sur le soma et d'où peut provenir, avec le temps et à la suite d'une lente fixation sur le germen, la transformation d'une espèce en une autre, mises à part aussi ces variations auxquelles j'ai donné le nom d'hérédovariations et qui ne résultent que de la simple amphimixie, ce par quoi peuvent différer les individus constituant une même espèce, c'est d'abord un ensemble de caractères restant propres à chacun, tels ceux qui tiennent, par exemple, à la nutrition, comme le plus ou moins d'embonpoint; c'est aussi des caractères sans rapport apparent avec les conditions du milieu, mais qui, provenant sans doute d'actions immédiates sur le germen, se sont propagés à travers les générations successives pouvant finir par constituer ce que l'on convient d'appeler des variétés

et des races: les différences de taille, par exemple, entrent dans cette catégorie (1). Il est très important de remarquer que ces dernières variations s'observent surtout dans certaines espèces domestiques, comme l'espèce Chien; on parle peu de races dans les espèces sauvages où n'existent guère que des variétés géographiques.

Si l'on fait d'abord abstraction des variations qui entrent dans la dernière catégorie pour ne considérer que celles qui sont telles que le plus ou moins d'embonpoint, on sait que, dans une espèce donnée, le poids de l'encéphale est à peu près indépendant du poids du corps. Si un Homme engraisse ou maigrit, le poids de son corps augmentant ou diminuant, le poids de son encéphale reste sensiblement invariable ; cela se conçoit, car, dans l'un ou l'autre cas, ni son intelligence ni ses relations avec l'extérieur ne peuvent être modifiées au moins dans une notable mesure. Dans les maladies générales les plus amaigrissantes, dans les cachexies les plus graves, si le poids de l'encéphale diminue, il ne le fait pas sensiblement en comparaison avec le reste. De même, on sait que, chez deux enfants du même âge, l'un normal, l'autre hypotrophique à l'ultime degré, le poids du cerveau ne présente pas de différences comparables à celles du poids somatique (Variot et Lassablière) (2). Il y a, comme l'on dit, dans ce cas, au cours de la croissance, dissociation du poids de l'encéphale et du poids du corps.

Si maintenant l'on tient compte seulement des variations dont nous venons de faire abstraction tout à l'heure, on observe que, tout comme lorsque l'on passe d'une espèce

(1) Voir R. Anthony, *loc. cit.* (*Arch. de Morph. gén. et exp.*, 1922).

(2) Variot et Lassablière, L'autonomie du développement de l'encéphale chez les jeunes enfants (*C. R. Soc. Biologie*, janvier 1909, et *Clinique infantile*, février 1909). — Voir aussi : G. Variot, *La croissance chez le nourrisson* (Doin, Paris, 1925).

à une autre, le poids du corps influe sur le poids du cerveau, et par cela même se trouve posé le problème de l'interprétation de la quantité encéphalique à l'intérieur d'une même espèce.

Mais on remarquera que, puisque les variations de ce genre n'intéressent guère que les espèces domestiques, c'est en réalité de l'interprétation de la quantité encéphalique dans les espèces domestiques, ou encore dans les espèces composées de formes sauvages et de formes domestiques, qu'il s'agit seulement de traiter.

Darwin a fait remarquer depuis longtemps que, lorsqu'une espèce se domestique, elle devient généralement plus grande, en même temps que l'on voit son poids encéphalique relatif diminuer. Il y a sans doute là tout à la fois une conséquence de l'augmentation de taille (puisque le cerveau est, d'une façon générale, nous l'avons vu, d'autant plus volumineux relativement que la taille est plus petite) et une conséquence aussi de l'abaissement de l'intellectualité en rapport avec la domestication, et, cela, semble-t-il, quelle qu'en soit la forme (1); cet abaissement de l'intellectualité entraînerait une diminution de poids de l'encéphale au point de vue absolu.

Il résulte de ceci, et puisque l'intellectualité est à peu près indépendante du poids du corps, que l'influence de ce dernier sur celui de l'encéphale paraît être beaucoup moins grande à l'intérieur d'une même espèce que si l'on compare des animaux d'espèces différentes.

Quoi qu'il en soit, voici la façon dont le problème des variations de la quantité encéphalique à l'intérieur d'une même espèce peut se traiter par la mise en œuvre du procédé de Manouvrier.

Deux cas peuvent être à considérer : 1° celui d'une espèce

(1) Voir p. 62 et 63.

où les différences de taille sont considérables, mais où les différences d'intelligence paraissent relativement peu accusées, par exemple l'espèce *Chien domestique* ; 2° celui d'une espèce où les différences de taille sont moins marquées, mais où les variations d'intelligence sont relativement grandes, par exemple l'espèce *Homme*.

1° *Cas de l'espèce Chien.* — L'auteur avait d'abord, et pour les motifs que nous avons rappelés plus haut, utilisé pour l'étude de la quantité encéphalique chez le Chien le poids du fémur. Il avait ainsi, sur une série de Chiens, évalué la quantité *i* à 40 grammes environ, le reste du poids du cerveau (quantité *m*), variable suivant les individus très différents de taille, étant proportionnel au poids somatique.

Mais, plus tard, les observations de Ch. Richet, qui avait pensé à utiliser pour l'interprétation de la quantité encéphalique le poids du foie, lui donnèrent l'occasion de renouveler ses recherches avec des chiffres beaucoup plus nombreux. Voici comment il opéra (1). Les 60 chiens de la série de Ch. Richet, tous supposés égaux intellectuellement, furent ordonnés suivant le poids décroissant de leur foie et divisés ensuite en six groupes de 10 Chiens chacun. Voici les moyennes de ces six groupes :

	I.	II.	III.	IV.	V.	VI.
	—	—	—	—	—	—
Poids du foie	803	590	522	441	364	236
Poids du cerveau	103	93	80	80	82	70

(1) Voir L. Manouvrier : sur un procédé d'analyse du poids cérébral (*C. R. Soc. Biologie*, 27 juin 1891).

Le calcul (Voir p. 44) donne ensuite les résultats suivants :

Comparaisons faites entre les groupes.	Poids du foie. F.	Poids du foie. F[1].	Quantités encéphaliques. m.	Quantités encéphaliques. m[1].	Quantités encéphaliques. i.
(I + II) et (V + VI)	696	300	45	23	53
I et VI	803	236	46	13	57
II et VI	590	236	38	15	55
I et (V + VI)	803	300	43	16	60
I et (III + IV + V)	803	442	49	28	53
I et IV	803	441	51	28	52
IV et VI	441	205	22	12	58
I et (III + V)	803	443	49	27	54
(I + II) et (III + V)	696	443	47	30	51
(III + V) et VI)	443	236	25	23	56
(I + II + III) et (IV + V + VI)	638	291	32	17	60
I et successivement chacun des autres groupes. Moyenne de ces cinq comparaisons	»	»	48	»	55
Moyenne générale de *i*	»	»	»	»	55

La quantité *i* étant ainsi fixée (55 grammes en moyenne), Manouvrier put alors calculer le coefficient *f*, qu'il trouva égal à 0,062 en moyenne également. A 1 gramme de foie correspond 0gr,062 d'encéphale. Voici le calcul de *i* d'après la formule $i = E - (F \times f)$ pour deux Chiens quelconques adultes et de taille très différente :

	PS.	E.	F.	i.
♂	24 000	92	444	64,5 (1)
♂	8 200	72	238	57,3

2° *Cas de l'espèce Homme.* — S'il existe dans l'espèce Chien de grandes variations de taille suivant les races, il n'en est pas de même dans l'espèce Homme : un Patagon, un Polynésien, un Européen de race septentrionale ne diffèrent pas autant d'un Négrito par la taille qu'un Terre-Neuve d'un chien Havanais.

(1) Chez les Chiens de très petite race, on trouverait évidemment pour la valeur de *i* des chiffres très inférieurs à 55. On ne doit point s'en étonner si l'on se rappelle qu'il n'est pas possible que la quantité *i* soit complètement indépendante de la masse du corps.

L. MANOUVRIER (1), utilisant les pesées de BROCA, a établi pourtant que, chez l'Homme comme ailleurs, les races robustes et de la taille la plus élevée possèdent, l'intelligence supposée égale, des cerveaux plus pesants que les races grêles et de petite taille.

	♂.	♀.
Race de grande taille : Polynésiens.........	(Moyenne d'après le cubage de 110 crânes) : 1 380 gr.	(Moyenne d'après le cubage de 55 crânes) : 1 216 gr.
Race de taille moyenne : Parisiens modernes...	(Moyenne d'après le cubage de 110 crânes) : 1 357 gr.	(Moyenne d'après le cubage de 62 crânes) : 1 211 gr.
Race de petite taille : Bengalis............	(Moyenne d'après le cubage de 49 crânes) : 1 184 gr.	

Il en est de même si l'on considère à l'intérieur d'une même race, ou sans tenir compte des différences possibles de race, des individus de taille élevée et des individus de petite taille, c'est-à-dire, toutes choses égales relativement à l'embonpoint, des individus d'un poids somatique élevé et des individus d'un poids somatique faible.

Bien que les Hommes diffèrent peu quant à la taille, on observe cependant parmi eux, et toute question de race mise à part, c'est-à-dire à l'intérieur d'une même race en prenant ce terme dans un sens assez large, car il n'est guère facile, en raison des trop nombreux croisements, de distinguer dans l'espèce humaine des races de compréhension étroite, des différences individuelles dans le poids du cerveau beaucoup plus considérables que celles qu'on rencontre dans aucun type

(1) L. MANOUVRIER, Sur l'interprétation de la quantité dans l'encéphale et dans le cerveau en particulier (*Mém. de la Soc. d'Anthrop. de Paris*, 1885). Voir aussi article « Cerveau » dans le *Dictionnaire de Physiologie* de CHARLES RICHET.

mammalien. Puisqu'on ne constate pas de différences considérables de grandeur parmi les hommes, il est naturel de supposer, et conforme aussi à notre expérience, que ces grandes différences de poids encéphalique tiennent surtout à des différences de valeur intellectuelle. Dans l'espèce humaine, ce serait la quantité *i* qui varierait surtout.

Le poids moyen du cerveau humain est environ 1 300 grammes. Mais ce poids peut descendre jusqu'à 1 100 grammes et même un peu au-dessous (ceci dit pour les Européens), et s'élever d'autre part jusqu'à 2 000 grammes et plus (1). En somme, le cerveau humain peut, fait extrêmement remarquable, doubler presque de poids, les différences de poids somatique n'entrant pas ou n'entrant guère en compte. Et ceci paraît bien devoir être interprété comme une manifestation de ce processus évident de spécialisation intellectuelle qu'on constate dans le groupe des Primates tout entier, mais plus particulièrement dans l'espèce humaine.

Dans la plupart des cas où l'on connaît le poids d'un cerveau exceptionnellement volumineux, on n'a aucune indication sur le poids somatique correspondant. Mais, comme rien n'autorise alors à supposer que ce poids somatique ait été exceptionnellement grand, il faut, comme je l'ai dit, penser que, dans ces cas, c'est avec l'augmentation de l'intelligence qu'est en rapport le grand volume de l'encéphale.

(1) L'autopsie d'un de nos plus éminents littérateurs français, romancier d'un talent incontesté et styliste prestigieux, a, paraît-il, révélé un poids encéphalique de 1 020 grammes. Il faut se rappeler que l'encéphale peut diminuer de poids dans la vieillesse, perdre plus de 300 grammes ; or, il s'agissait ici d'un sujet de plus de quatre-vingts ans. Le poids réel de l'encéphale se trouverait alors être de 1200 à 1300 grammes. C'est peu lorsque l'on songe à la très grande réputation du personnage ; mais bien des hommes devenus célèbres n'en ont pas eu davantage : Gambetta, par exemple, dont l'encéphale ne pesait, d'après Mathias Duval, que 1246 grammes [Voir Mathias Duval, Le poids de l'encéphale de Gambetta, (*Bull. Soc. Anthrop. de Paris*, 3 juin 1886)].

On possède des listes de poids encéphaliques d'hommes célèbres; en voici quelques-uns qui dépasseraient 2 000 grammes :

Tourguéneff (romancier) (1)...............	2 012	grammes.
Cromwell (homme d'État) (chiffre douteux).	2 231	—
Byron (poète) (chiffre douteux).............	2 238	—

Edw. Anthony Spitzka (2) a observé que le poids de l'encéphale calculé pour une série de 100 hommes éminents dans leur profession, les arts et les sciences, était de 1 470 grammes en moyenne, dépassant par conséquent de plus de 100 grammes la moyenne du poids encéphalique dans une série ordinaire (3).

Mais il ne faut pourtant pas s'en laisser imposer par la célébrité : en dehors des hommes qui ont pu être placés dans des circonstances pour devenir célèbres et qui le sont devenus, il en est d'autres dont l'intelligence a pu être grande et qui sont pourtant restés obscurs. Le cas cité par Manouvrier (4) de Joseph Bouny, notaire d'une petite ville de la Gironde, qui ne fut pas célèbre, mais dont l'intelligence fut constatée remarquable, est typique à cet égard : son poids encéphalique était de 1 935 grammes.

Quoi qu'il en soit, si l'on applique à l'Homme, en se servant du fémur comme l'a fait l'auteur, le procédé de calcul de Manouvrier, on arrive à évaluer qu'à 1 gramme de fémur

(1) Le sujet, dit Topinard (*Éléments d'Anthropologie générale*, Paris, 1885), était grand sans excès.

(2) E. Anthony Spitzka, A study of the Brains of six eminent scientists and scholars, etc. (*Trans. Amer. Philos. Soc.*, XXI, III, 1907).

(3) Notons à nouveau que les poids encéphaliques indirectement obtenus d'après le volume du crâne constituent, à un certain égard, des données meilleures que celles directement obtenues par la balance : dans le premier cas, on évite la cause d'erreur due à la diminution du poids encéphalique avec l'âge.

(4) L. Manouvrier, Considérations sur l'hypermégalie cérébrale et description d'un encéphale de 1 935 grammes (*Revue de l'École d'Anthropologie*, 1902).

correspond à peu près 1 gramme d'encéphale (coefficient *f*). Le calcul de la quantité *i* sur une série de 22 individus des deux sexes et de toutes races dont le poids encéphalique varie de 1 500 à 974 grammes donne des écarts de 1 160 à 561, la moyenne des Français étant de 958. On voit que, toutes choses égales, ces écarts sont infiniment plus considérables que chez le Chien. Ils répondent aux grandes variations de la quantité *i*, la quantité *m* ne variant au contraire que peu comme la masse somatique elle-même.

Examinons maintenant comment on a essayé de traiter la question par la méthode de Dubois.

Opérant sur une série de près de 200 pesées du corps et de l'encéphale chez le Chien domestique, celles de Colin, celles de Manouvrier et celles de Richet, Lapicque, procédant comme l'avait fait Dubois lorsqu'il établit son exposant de relation et en détermina la valeur à 0,56, a montré que, pour que le coefficient de céphalisation reste constant dans cette espèce, il faut faire usage d'un exposant non pas égal à 0,56, mais bien à 0,25 environ (1) ; en d'autres termes, le poids encéphalique varierait à l'intérieur de l'espèce Chien domestique comme la racine quatrième du poids du corps. Mais il faut bien observer que ceci implique que l'intelligence est supposée égale et que le but poursuivi ici est précisément de démontrer cette égalité.

Or l'intelligence varie suivant les habitudes de vie. Comme je l'ai déjà rappelé, Darwin a depuis longtemps signalé qu'il se produisait chez les formes domestiques une régression cérébrale; celle-ci paraît exister non seulement dans les cas où la domesticité ne laisse à l'animal aucune initiative, mais aussi dans ceux où l'on pourrait penser que

(1) L. Lapicque, Le poids encéphalique en fonction du poids corporel entre individus d'une même espèce (*Bull. et Mém. Soc. Anthrop. de Paris*, 6 juin 1907).

l'intellectualité reste intacte ou même serait susceptible de se développer. Si, faisant usage de l'exposant de relation 0,25, on obtient pour l'espèce Chien domestique un coefficient de céphalisation invariable, il n'en est pas de même si l'on compare le lapin domestique au lapin sauvage de nos pays, ou encore le Chien domestique aux divers Canidés sauvages (1).

Voici les quelques chiffres recueillis par LAPICQUE à cet égard :

	PS.	PE.	Poids relatif.	K (si r = 0,56).	K (si r = 0,25).
	—	—	—	—	—
Lapin de garenne (moyenne de 5 individus)........	1 463	10,54	138	0,17	1,75
Lapin domestique (moyenne de 3 individus)........	3 375	11,20	301	0,11	1,40

Il n'en est pas de même non plus si l'on rapproche le Méhari, surtout utilisé pour la course en vitesse, du simple Dromadaire,

	PS.	PE.	Poids relatif.	K (si r = 0,56).	K (si r = 0,25).
	—	—	—	—	—
Camelus dromedarius L. ♂ (n° 1925-391, R. ANTHONY)..............	400 000	762	524	0,55	30
Camelus dromedarius L. ♂ (Méhari) (n° 1925-205 (R. ANTHONY).........	394 000	470	838	0,36	18

La régression cérébrale chez le Lapin domestique et chez le Méhari, est manifeste, et le procédé de DUBOIS la met justement en lumière, que r soit pris égal à 0,25 ou à 0,56.

3. — *Le poids de l'encephale suivant les sexes.*

La question du poids de l'encéphale suivant les sexes a surtout été étudiée dans l'espèce humaine, et c'est justement là où elle est le plus intéressante : l'espèce humaine est celle

(1) Comparer à cet égard, en calculant leur coefficient de céphalisation, les Chiens domestiques et les Chiens sauvages de la liste de MAX WEBER [Vorstudien über das Hirngewicht der Saügethiere (*Festschr. f. C. Gegenbaur*, 1896)].

où les différences intellectuelles sont les plus grandes, où, comme nous l'avons vu, les variations de la quantité *i* sont le plus étendues ; on peut donc se demander si, dans cette espèce, il y a entre le mâle et la femelle une différence au point de vue intellectuel ; ailleurs, où les variations de la quantité *i* sont beaucoup moins considérables, la question a infiniment moins d'intérêt.

On sait que l'encéphale est en moyenne d'un moindre poids chez la Femme que chez l'Homme.

Homme : de 1 150 à 1 700 (cas exceptionnels mis à part), moyenne = 1 360. Femme : de 1 100 à 1 500 (cas exceptionnels mis à part), moyenne = 1 220; ce qui ferait une différence de 140 grammes environ.

En moyenne, en Europe du moins, le poids encéphalique féminin est au poids encéphalique masculin comme 90 est à 100.

Or, on sait que, comme d'ailleurs la taille, le poids de la Femme est en moyenne moins considérable que celui de l'Homme (54 kilogrammes pour la première, 66 pour le second). La différence de poids encéphalique ne doit donc point nous étonner. D'ailleurs, Manouvrier a montré qu'elle diminue à mesure que diminue aussi la différence sexuelle de grandeur.

Le poids relatif de Cuvier donne 48,4 pour l'Homme et 44,2 pour la Femme. Ceci ne doit pas nous étonner davantage, puisqu'à intelligence supposée égale le poids relatif favorise toujours, on le sait, les organismes les plus petits. Tout, en somme, doit nous faire supposer que le moindre poids encéphalique de la femme n'est qu'en rapport avec sa plus petite taille. Comme l'a dit Manouvrier, la Femme n'a pas besoin d'une masse cérébrale aussi grande que l'Homme pour jouir d'une intelligence égale.

D'ailleurs, en appliquant la formule de Dubois avec l'expo-

sant de relation 0,56 (1), LAPICQUE a obtenu, avec les chiffres précédemment donnés, les coefficients de céphalisation suivants, rigoureusement égaux :

Homme	2,73
Femme	2,74

Rien, en somme, ne nous autorise à penser que l'intelligence des Femmes, pour différente qu'elle apparaisse, est plus ou moins élevée que celle des Hommes.

Pour les Singes qu'il a examinés à ce propos, DUBOIS serait parvenu au même résultat que pour l'Homme (2).

De mon côté, j'ai poursuivi la même étude chez le Chat domestique.

Le tableau suivant mentionne 26 pesées de Chats adultes, parisiens, 10 mâles et 16 femelles, toutes effectuées au laboratoire d'Anatomie comparée du Muséum.

♂.	PS.	PE.	$\frac{PS}{PE}$.	K (si r = 0,56).
N° 1923-2293	4 450	33	134	0,30
N° 1924-19	4 485	35	128	0,31
N° 1925-227	3 870	30	129	0,29
N° 1924-299	3 945	35	112	0,33
N° 1925-258	3 700	27	137	0,27
N° 1924-304	3 500	29	120	0,30
N° 1925-263	3 090	27	114	0,30
N° 1924-305	3 720	32	116	0,32
N° 1926-40	3 640	31	117	0,31
N° 1926-118	3 780	30	126	0,30
Moyennes	3 818	31	124	0,30

(1) L'homme et la Femme, dit LAPICQUE, ne font pas partie, à proprement parler, d'une même série continue : un Homme et une Femme de même poids sont, sexe à part, fort dissemblables, et ceci à tous les égards. C'est donc *a priori* la loi d'espèce à espèce qu'il faut appliquer ici et non celle des comparaisons à l'intérieur d'une même espèce. Voir L. LAPICQUE, Le poids encéphalique en fonction du poids corporel entre individus d'une même espèce (*Bull. et Mém. Soc. Anthrop. de Paris*, 6 juin 1907).

(3) EUG. DUBOIS, Comparison of the brain weight in function of the body weight between the two sexes (*Koninkl. Akademie van Wetenschappen te Amsterdam, Proceedings*, t. XXI, p. 850-869, 1918).

♀.	PS.	PE.	$\frac{PS}{PE}$.	K (si r = 0,56).
—	—	—	—	—
N° 1923-2420	3 055	28	109	0,31
N° 1925-228	3 215	25	128	0,27
N° 1923-2419	3 027	27	112	0,30
N° 1925-260	3 000	30	100	0,34
N° 1923-2428	2 520	25	100	0,31
N° 1925-261	2 600	24	108	0,29
N° 1924-275	3 125	26	120	0,28
N° 1924-274	3 510	32	109	0,35
N° 1924-283	3 185	28	113	0,30
N° 1924-308	2 417	28	86	0,35
N° 1924-318	2 950	28	105	0,32
N° 1924-333	3 070	27	113	0,30
N° 1924-346	3 940	29	135	0,28
N° 1924-359	3 690	28	131	0,28
N° 1924-360	3 000	29	103	0,32
N° 1926-386	2 940	29	101	0,33
Moyennes	3 086	27	111	0,32

Il résulte de ces deux tableaux :

1° Que le poids somatique est, chez lé Chat comme chez l'Homme, plus élevé chez le mâle que chez la femelle :

♂	Maximum	4 485	♀	Maximum	3 940
	Minimum	3 090		Minimum	2 417
	Moyenne	3 818		Moyenne	3 086

2° Que le poids encéphalique est aussi, chez le Chat comme chez l'Homme, plus élevé chez le mâle que chez la femelle :

♀	Maximum	35	♀	Maximum	32
	Minimum	27		Minimum	24
	Moyenne	31		Moyenne	27

3° Que le poids relatif est aussi, chez le Chat comme chez l'Homme, légèrement plus élevé chez la femelle que chez le mâle :

♂. Moyenne	124
♀. Moyenne	111

4° Qu'en calculant le coefficient de céphalisation avec l'exposant de relation de 0,56, on parvient à des chiffres assez voisins, 0,30 en moyenne pour le mâle, 0,32 pour la femelle.

En résumé, le poids de l'encéphale varie suivant les sexes à peu près de la même façon chez le Chat que chez l'Homme et chez les Singes, c'est-à-dire qu'il ne varie que suivant le poids du corps.

Voici les chiffres qui concernent deux Phacochères adultes et du même âge ; ils tendent aux mêmes conclusions :

	PS. —	PE. —	$\frac{PS}{PE}$.	K (si r = 0,56).
Phacochoerus africanus Gm. ♂......	69 000	140	492	0,27
Phacochoerus africanus Gm. ♀......	65 000	125	520	0,25

4. — *Le développement pondéral de l'encéphale.*

En ce qui concerne le développement pondéral de l'encéphale, nous examinerons successivement son poids absolu, son poids relatif $\left(\frac{PS}{PE}\right)$, le rapport de son poids à un moment donné de son ontogénie, c'est-à-dire à un certain âge individuel, au poids qu'il acquiert chez l'adulte $\left(\frac{\text{PE adulte}}{\text{PE}}\right)$, enfin, ce que nous appellerons l'*indice de valeur cérébrale.*

On sait déjà ce qu'est le poids relatif. Je viens de dire, d'autre part, ce qu'est le rapport $\frac{\text{PE adulte}}{\text{PE}}$. Voici ce que F. Coupin et moi, qui l'avons établi (1), entendons par indice de valeur cérébrale.

(1) R. Anthony et F. Coupin, Note préliminaire : « l'indice de valeur cérébrale » au cours de l'évolution individuelle (*Revue anthropologique*, avril-juin 1925).

Un mémoire détaillé sur ce sujet vient de paraître dans le recueil jubilaire du professeur Gorjanovic Kramberger. On ne s'étonnera pas de ce que les chiffres que je vais donner ici diffèrent assez souvent de ceux contenus dans ce mémoire. Depuis le moment où notre manuscrit a été envoyé en Yougo-Slavie, le nombre de nos données a augmenté, et, ceci m'a permis d'améliorer, dans beaucoup de cas, les résultats de nos calculs.

Pour chaque stade de développement, dans une espèce déterminée, nous calculons le poids de l'encéphale d'après la formule : PE′ (poids calculé de l'encéphale) $= PS^{0,25}$ (poids de l'individu considéré élevé à la puissance 0,25) $\times$ K chez l'adulte calculé suivant $r = 0,25$ (1).

Ceci donne le poids encéphalique qui devrait être celui d'un adulte de l'espèce considérée, si cet adulte se trouvait réduit à la taille qui répond au stade de développement envisagé. Nous appelons indice de valeur cérébrale au stade de développement envisagé le quotient du poids constaté PE par le poids calculé PE′ $\left(\frac{PE}{PE'}\right)$.

Supposons un cas concret.

Soit :

$$PE = 200.$$
$$PE' = 150.$$
$$\frac{PE}{PE'} = 1,33.$$

Ceci veut dire que le poids encéphalique constaté est au poids encéphalique calculé comme 1,33 est à 1. Le cerveau est donc au stade de développement considéré d'un tiers plus volumineux qu'il devrait être chez un adulte supposé de même poids.

Ceci est une fiction sans doute, si l'on veut même un stratagème, mais cette fiction est acceptable : un Chien de Leonberg adulte (Max Weber) pèse par exemple 59 kilogrammes ; un terrier anglais adulte (Max Weber) pèse 5kg,300. En prenant $r = 0,25$, K a sensiblement la même valeur chez l'un et l'autre (7,4 chez le premier, 7,6 chez le second) ; or, à un certain moment de son développement, le Chien de

(1) Si nous avons employé ici le coefficient de relation de 0,25, c'est qu'il s'agit bien évidemment d'éléments d'une série continue (Voir L. Lapicque, *Bull. et Mém. Soc. anthrop. de Paris*, 6 juin 1907).

Leonberg a nécessairement passé par le poids 5kg,300. En comparant son poids encéphalique à ce moment à celui d'un adulte de la même espèce (le terrier anglais) pesant 5kg,300, on peut apprécier la valeur cérébrale du jeune Chien du Leonberg lorsqu'il pèse seulement 5kg,300. Il arrive, dans certaines espèces, et toutes choses égales relativement aux grandes erreurs que l'on peut faire en opérant sur des masses très faibles, que, pour des stades très jeunes, PE′ soit plus grand que PS ; il s'ensuit alors que, dans cette espèce, un adulte ayant le même poids somatique que le jeune au stade de développement où il est considéré ne peut pas exister, qu'il est inconcevable avec les qualités caractéristiques de l'espèce. Mais il va de soi que ceci n'implique nullement que, même dans ce cas, la fiction soit inacceptable, en tant au moins que moyen représentatif.

Une autre remarque s'impose encore : d'après nos tableaux, le plus fort indice de valeur cérébrale que nous constations chez l'Homme est celui de 1,40 (de trois à quatre ans, chiffres de Parrot). Or, chez le Gorille [de deux ans à peu près (1), chiffre de Manouvrier], nous relevons un indice de 1,84. Il va de soi que ceci ne veut pas dire que le Gorille de deux ans ait plus de valeur cérébrale que l'Homme de trois à quatre ans, mais seulement que le Gorille est, à deux ans, cérébralement supérieur au Gorille adulte dans la proportion de 1,84 à 1, alors que l'Homme de trois à quatre ans est cérébralement supérieur à l'Homme adulte dans la proportion de 1,40 à 1.

Ce que nous appelons l'indice de valeur cérébrale résulte donc de l'application de la méthode de Dubois à l'étude du développement pondéral de l'encéphale. Sans doute mieux

(1) Et même vraisemblablement moins, si l'on s'en rapporte aux chiffres de F. Coupin.

vaudrait-il, ici comme partout, remplacer le poids du corps par celui de quelque organe représentant aussi exactement que possible sa seule partie active ; mais on ne voit pas bien à quel organe on pourrait s'adresser. Le fémur ne peut être choisi en raison de ce qu'il est, comme tout élément squelettique, chez le jeune constitué de cartilage et d'os dont la densité est très différente et dont la proportion varie incessamment avec l'âge, et il en est de même du foie, qui présente chez le fœtus, et même chez l'enfant, des proportions relativement beaucoup plus considérables que chez l'adulte.

Voici d'abord quelques données numériques sur le développement pondéral de l'encéphale des Mammifères.

Primates.

Homme [(K (*r* étant 0,25) = { ♂ 85 / ♀ 81,3 } moyenne 83).]

1° *Période intra-utérine* (utilisation des chiffres de Ziehen *in* O. Hertwig).

	Nombre de cas.	PE	$\frac{PS}{PE}$.	$\frac{PE\ adulte}{PE}$.	Indice de valeur cérébrale.
	—	—	—	—	—
Fœtus de 5 mois	4	46,1	6	28	0,13
— de 7 mois	7	158,7	6,8	8,2	0,35
— au commencement du 8e mois	1	222	4,7	5,8	0,46
— de 8 mois	2	342,5	4,4	3,8	0,66
— de 9 mois (1)	3	333,3	5,6	3,9	0,60

2° *De la naissance à quatre-vingt-dix ans* [Utilisation des chiffres de Boyd (2) (résumés de Turnham, 1866, et de Topinard, 1885)].

(1) Poids somatique au-dessous de la moyenne.

(2) Tous les poids somatiques de Boyd sont extrêmement faibles ; aussi ai-je cru devoir pour les calculs les relever uniformément dans une proportion égale, le poids de l'adulte étant amené à 66 kilos pour l'Homme et à 54 kilos pour la Femme.

♂.	Nombre de cas.	PE.	PE adulte / PE.	Indice de valeur cérébrale.
—	—	—	—	—
A la naissance	42	331	4,4	0,51
Naissance à 3 mois	16	493	2,7	0,65
3 à 6 mois	15	603	2,2	0,80
6 mois à 1 an	46	777	1,7	0,96
1 à 2 ans	34	942	1,4	1,11
2 à 4 ans	29	1 097	1,2	1,16
4 à 7 ans	27	1 140	1,2	1,21
7 à 14 ans	22	1 302	1	1,15
14 à 20 ans	19	1 374	1	1,12
20 à 30 ans	59	1 357	1	1,02
30 à 40 ans	110	1 366	1	1
40 à 50 ans	132	1 352	1	0,98
50 à 60 ans	119	1 343	1	0,97
60 à 70 ans	127	1 315	1	0,96
70 à 80 ans	104	1 289	1	0,94
80 à 90 ans	24	1 284	1	0,93
♀.				
—				
A la naissance	39	283	4,3	0,47
Naissance à 3 mois	20	452	2,7	0,64
3 à 6 mois	25	560	2,2	0,85
6 mois à 1 an	40	728	1,7	0,98
1 à 2 ans	33	844	1,4	1,07
2 à 4 ans	29	991	1,2	1,19
4 à 7 ans	19	1 136	1	1,30
7 à 14 ans	18	1 155	1	1,15
14 à 20 ans	16	1 244	1	1,09
20 à 30 ans	72	1 238	1	1,01
30 à 40 ans	89	1 218	1	1
40 à 50 ans	106	1 213	1	0,99
50 à 60 ans	103	1 221	1	1
60 à 70 ans	149	1 207	1	0,99
70 à 80 ans	148	1 167	1	0,98
80 à 90 ans	77	1 125	1	0,96

Ces tableaux peuvent être complétés en ce qui concerne l'enfance par cette mise en œuvre qu'a faite MANOUVRIER des chiffres de PARROT :

	Nombre de cas.	PS.	PE.	PS / PE,	PE adulte / PE.	Indice de valeur cérébrale.
	—	—	—	—	—	—
1 à 7 jours	10	1 994	286,7	6,9	4,7	0,49
8 à 36 jours	26	1 969	359,7	5,4	3,7	0,63
2 à 4 mois	2	2 431	440	5,5	3	0,75
7 mois et demi	1	4 140	685	6	9	1,03
1 an à 18 mois	9	5 661	827,1	6,8	1,6	1,13
2 ans à 2 ans et demi	9	7 836	1 103,1	7,1	1,1	1,39
3 à 4 ans	7	9 909	1 167,8	8,4	1,1	1,40
5 ans à 5 ans et demi	2	14 760	1 350,7	10,9	1	1,47

ORANG [K (r étant 0,25) = 24 (moyenne des 2 adultes ♂)] (1).

	PS.	PE.	$\frac{PS}{PE}$.	$\frac{PE\ adulte}{PE}$.	Indice de valeur cérébrale.
	—	—	—	—	—
♀ dentition de lait complète (KEITH)......	3 170	248	12,7	1,6	1,29
♂ jeune (MAX WEBER).	5 925	334,5	18	1,1	1,54
♂ jeune (MAX WEBER).	8 830	339	26	1,1	1,41
♂ première molaire permanente en usage (ROLLESTON).......	7 600	340,2	22,3	1,1	1,57
♂ (MANOUVRIER)......	7 500	365	20,5	1	1,68
♂ jeune (MAX WEBER)..	11 275	375	30	1	1,56
♂ 4 ans et demi, en captivité (OWEN)......	18 600	325,1 (chiffre probablement trop faible).	57,2	1,2	1,12
♀ jeune (MAX WEBER)..	20 200	306 (chiffre probablement trop faible).	66	1,3	1,06
♂ adulte (DENIKER et BOULART)..........	73 500	400	183	1	1
♂ adulte (R. FICK).....	76 500	395	194	1	1

GORILLE [K (r étant 0,25) = 25,07].
[D'après F. COUPIN (2).]

	PS.	PE.	$\frac{PS}{PE}$.	$\frac{PE\ adulte}{PE}$.	Indice de valeur cérébrale.
	—	—	—	—	—
♀ fœtus de 5 à 6 mois (KEITH).............	500	30 (calculé d'après la capacité crânienne).	16,6	13,8	0,26
♀ (MANOUVRIER)......	6 711	416	16,1	1	1,84
♀ 2 ans environ, n° 1926-116 (F. COUPIN)...	11 850	410	28	1	1,62
♂ 3 ans environ, n° 1926-114 (F. COUPIN)....	15 000	473	31	0,90	1,72
♀ 5 ans environ (DERSCHIED)	19 900	436	45	1	1,45
♀ adulte (OWEN)......	90 720	426,25	212	1	1

(1) En l'absence de toute donnée sur l'âge, il est très difficile de classer les animaux. On n'ignore pas que le poids somatique ne peut être pris au cours du développement que comme un indice très approximatif de l'âge.

(2) F. COUPIN, L'indice de valeur cérébrale au cours de l'enfance chez les Anthropoïdes (*C. R. Acad. des Sc.*, 14 février 1927).

CHIMPANZÉ (*Anthropopithecus troglodytes* L.) [K (*r* étant 0,25) = 28]. [D'après F. COUPIN (1).]

	PS.	PE.	$\frac{PS}{PE}$.	$\frac{PE\ adulte}{PE}$.	Indice de valeur cérébrale.
	—	—	—	—	—
♀ nouveau-né âgé de 5 jours, mais né un peu avant terme, n° 1924-350 (F. COUPIN), animal conservé dans une solution aqueuse de formol......	770	96	8	4,1	0,57
♂ n° 1924-260 (R. ANTHONY et F. COUPIN)..........	2 377	270	8	1,5	1,37
♂ 3 ans (MAX WEBER).....	5 500	340	16	1,1	1,34
♂ 3 ans (MÖLLER)..........	5 500	347	16	1,1	1,34
♂ (MAX WEBER)...........	6 115	348	18	1,1	1,38
2 à 3 ans (MÖLLER).........	6 540	362	18	1,1	1,43
1 an et demi à 2 ans (EMBLETON)	7 430	379	19,5	1	1,50
♂ 2 à 3 ans (MARSHALL)....	7 500	412	18,5	0,97	1,63
4 ans (BISCHOFF)...........	9 000	381	23	1	1,43
♂ n° 1925-16 (R. ANTHONY et F. COUPIN)..........	9 400	379	24,8	1	1,35
(MÖLLER)	9 760	367	26,5	1	1,31
♀ n° 1912-528 (R. ANTHONY).	12 000	365	32	1	1,30
♂ n° 1925-376 (R. ANTHONY).	14 200	376	37	1	1,22
♀ n° 1924-267 (R. ANTHONY et F. COUPIN)..........	16 060	316	50	1,2	1,02
Plus de 4 ans (MÖLLER).....	16 650	391	42,5	1	1,26
(OWEN)....................	19 252	375	51	1	1,11
(OWEN)....................	19 290	376	51	1	1,11
(MEYER et BISCHOFF).......	21 090	345	61	1,1	1,02
Adulte théorique (F. COUPIN).	35 000	400	87,5	1	1

HYLOBATES LAR. L. [K (*r* étant 0,25) = 10,7 (dernier adulte)].

	PS.	PE.	$\frac{PS}{PE}$.	$\frac{PE\ adulte}{PE}$.	Indice de valeur cérébrale.
	—	—	—	—	—
♂ fœtus correspondant à un fœtus humain au cours du cinquième mois (A. KEITH)............	39,5	13	4,5	7,3	0,40
♂ premières molaires permanentes sorties ; deuxièmes molaires permanentes en voie d'éruption (KOHLBRUGGE)...............	3 027	89	34	1	1,11
♀ (A. KEITH).............	4 760	96,1	49,5	1	1,12
♂ (A. KEITH).............	5 000	99,05	50,4	0,96	1,08
♀ (A. KEITH).............	5 200	96,08	54,1	1	1,05
♀ adulte (A. KEITH).......	7 250	96,4	75,2	1	1

(1) F. COUPIN, Étude d'un cerveau de Chimpanzé nouveau-né (*Bull. et Mém. Soc. Anthrop. de Paris*, 1925).

Hylobates pileatus Gray [K (r étant 0,25) = 11,3].

	PS.	PE.	$\frac{PS}{PE}$.	$\frac{PE\ adulte}{PE}$.	Indice de valeur cérébrale.
	—	—	—	—	—
♂ 2 à 3 mois environ ; incisive latérale en voie d'éruption (A. Keith)..	468	67,8	6,9	1,5	1,27
♂ adulte (A. Keith).......	5 500	102,98	41	1	1

Hylobates syndactylus Desm. [K (r étant 0,25) = 13].

	PS.	PE.	$\frac{PS}{PE}$.	$\frac{PE\ adulte}{PE}$.	Indice de valeur cérébrale.
	—	—	—	—	—
♂ dentition de lait complète (Kohlbrugge).........	1 250	100	12,5	1,3	1,28
♀ Premières molaires permanentes sorties (Kohlbrugge)................	2 057	116	18,5	1,1	1,26
♂ adulte (Kohlbrugge)....	9 500	130	73	1	1

Semnopithecus maurus Schreb. [K étant 0,25) = 7,3].

	PS.	PE.	$\frac{PS}{PE}$.	$\frac{PE\ adulte}{PE}$.	Indice de valeur cérébrale.
	—	—	—	—	—
Fœtus (Hulshoff Pol).....	20	2	10	35	0,13
— —	21	3	7	29,3	0,20
— —	64	9	7	7,7	0,47
— —	112	12	7	5,8	0,53
— —	168	21	8	3,3	0,82
— —	172	21	8	3,3	0,82
— —	189	22	8	3	0,82
— —	255	24	10	2,9	0,82
— —	322	25	12	2,8	0,85
— —	341	27	12	2,5	0,90
— —	251	30	8	2,3	1,02
— —	255	30	8	2,3	1,02
Nouveau-né (Hulshoff Pol).	390	32	12	2,1	0,97
— —	392	32	12	2,1	0,97
♂ adulte (Eug. Dubois)....	8 800	70	125	1	1

SEMNOPITHECUS OBSCURUS Reid [K (*r* étant 0,25) = 7,4 (moyenne des 10 adultes)].

	PS.	PE.	$\frac{PS}{PE}$.	$\frac{PE\ adulte}{PE}$.	Indice de valeur cérébrale.
	—	—	—	—	—
♀ jeune près de la naissance (A. KEITH)	514	42,8	11,9	1,5	1,15
♂ dentition de lait complète (A. KEITH)	2 730	62,8	43,4	1	1,21
♀ 1re prémolaire en usage (A. KEITH)	2 520	57,8	43,5	1,1	1,11
♀ seconde prémolaire en éruption	3 170	65	48,7	1	1,10
♂ dernière molaire et canine non encore sorties (A. KEITH)	3 230	64,4	50,1	1	1,09
♂ dernière molaire et canine non encore sorties (A. KEITH)	3 630	60,5	60	1	1,02
♂ adulte (moyenne de 3 individus) (A. KEITH)	6 540	67,8	96,4	1	1
♀ adulte (moyenne de 7 individus) (A. KEITH)	5 045	62,8	80,3	1	1

MACACUS CYNOMOLGUS L. [K (*r* étant 0,25) = 9,3 (moyenne des 2 adultes)].

	PS.	PE.	$\frac{PS}{PE}$.	$\frac{PE\ adulte}{PE}$.	Indice de valeur cérébrale.
	—	—	—	—	—
N° 1924-218 (R. ANTHONY)	1 195	48	24	1,5	0,86
♀ n° 1925-412 (R. ANTHONY)	1 285	56	22	1,3	1
♀ n° 1924-347 (R ANTHONY)	1 532	47	32	1,5	0,84
♀ n° 1923-2434 (R. ANTHONY)	1 765	60	29	1,28	0,92
♂ n° 1924-364 (R. ANTHONY)	1 970	64	30	1,17	1
♀ n° 1924-378 (R. ANTHONY)	2 232	75	29	1	1,15
♀ n° 1924-378 (R. ANTHONY)	2 780	63	44	1,19	0,96
♂ adulte n° 1924-3 (R. ANTHONY)	3 590	77	47	1	1
♂ adulte n° 1926-138 (R. ANTHONY)	3 780	74	51	1	1

MACACUS NEMESTRINUS L. [K (*r* étant 0,25) = 12,3].

	PS.	PE.	$\frac{PS}{PE}$.	$\frac{PE\ adulte}{Pe.}$.	Indice de valeur cérébrale.
	—	—	—	—	—
♂ (MAX WEBER)	1 390	76	18	1,5	1
♂ (MAX WEBER)	4 920	114	43	1,02	1,09
♂ adulte (MAX WEBER)	8 000	117	68	1	1

Carnassiers.

FELIS LEO L. [K (r étant 0,25) = 11].

	PS.	PE.	$\frac{PS}{PE}$.	$\frac{PE\ adulte}{PE}$.	Indice de valeur cérébrale.
	—	—	—	—	—
♀ 3 à 4 mois (MAX WEBER).	13 000	163	80	1,3	1,34
♀ 11 mois (MAX WEBER)...	35 600	193	184	1,1	1,25
♀ adulte (MAX WEBER).....	119 500	219	546	1	1

FELIS PARDUS L. [K (r étant 0,25) = 11,4 (moyenne des 4 adultes)]

	PS.	PE.	$\frac{PS}{PE}$.	$\frac{PE\ adulte}{PE}$.	Indice de valeur cérébrale.
	—	—	—	—	—
♀ (MAX WEBER)...........	492	48	10	3,1	0,88
♀ (MAX WEBER)...........	2 044	83	25	1,8	1,08
♂ 5 mois environ, n° 1925-160 (R. ANTHONY).....	7 600	119	63	1,2	1,12
(MAX WEBER)..............	11 900	110	108	1,3	0,94
♀ adulte (MAX WEBER).....	23 820	130	183	1	1
♀ adulte, 2 ans 8 mois, n° 1923-2403 (R. ANTHONY)...............	24 430	156	156	1	1
♂ adulte, (MAX WEBER)....	27 700	164	168	1	1
♂ adulte, n° 1926-162 (R. ANTHONY)...............	37 000	147	251	1	1

CHAT DOMESTIQUE [K (r étant 0,25) = 3,8 (moyenne des 5 ♂ adultes de MAX WEBER) (1)].

	PS.	PE.	$\frac{PS}{PE}$.	$\frac{PE\ adulte}{PE}$.	Indice de valeur cérébrale.
	—	—	—	—	—
Fœtus de 12 cm. (ZIEHEN, *in* HERTWIG).......	65,8	2,3	28	13,4	0,20
♀ nouveau-né (ZIEHEN, *in* HERTWIG).......	122	6,5	18,6	4,7	0,52
Nouveau-né 3 heures (ZIEHEN *in* HERTWIG)...	105,6	4,8	22	6,4	0,42
2 jours (ZIEHEN, *in* HERTWIG)..............	124	5,1	24	6	0,44
4 jours (ZIEHEN, *in* HERTWIG)..............	162,7	6,7	24	4,6	0,44
8 jours (ZIEHEN, *in* HERTWIG)..............	206,3	8	25,6	3,8	0,52
♂ 10 jours, n° 1923-2331 (R. ANTHONY)......	207	9	23	3,4	0,59
♂ 10 jours (R. ANTHONY).	222	9	24	3,4	0,59
♂ jeune (MAX WEBER)..	338	16,1	21	1,9	1,06
♀ n° 1926-157 (R. ANTHONY)............	490	21	23,3	1,4	1,10

(1) En calculant K d'après la moyenne de nos 10 mâles adultes (Voir p. 65), on aboutirait à la même valeur approximative de 3,8.

	PS.	PE.	$\frac{PS}{PE}$.	$\frac{\text{PE adulte}}{PE}$.	Indice de valeur cérébrale.
	—	—	—	—	—
♀ 2 mois environ, n° 1924-83 (R. Anthony).........	600	21	28,5	1,4	1,10
♀ 2 mois et demi (M. Weber).	701	22,5	31,1	1,3	1,18
♂ jeune, n° 1925-262 (R. Anthony)...............	990	26	38	1,1	1,18
♀ 3 mois et demi (M. Weber).	1 220	26,5	46	1,1	1,16
♂ jeune, n° 1924-317 (R. Anthony)...............	1 442	24	60	1,2	1,04
♂ n° 1926-387 (R. Anthony).	1 888	28	67	1,1	1,05
♂ jeune, n° 1924-319 (R. Anthony)...............	2 350	27	87	1,1	1,04
♂ 6 mois env., n° 1924-355 (R. Anthony).........	2 500	30	83	1	1,15
♂ 7 mois, n° 1923-2435 (R. Anthony).........	3 045	28	108	1,1	1
♂ adultes (moyenne de 5 individus) (Max Weber)...	3 300	31	106	1	1

Vulpex velox Say [K (r étant la valeur 0,25) = 4,7].

	PS.	PE.	$\frac{PS}{PE}$.	$\frac{\text{PE adulte}}{PR}$.	Indice de valeur cérébrale.
	—	—	—	—	—
♂ 33 jours (Hrdlicka).....	1 910	17	112	1,9	0,50
♂ adulte (Hrdlicka).......	2 758	33,5	82	1	1

Chien domestique (Fox-terrier) [K (r étant 0,25) = 7,3 (moyenne des 2 adultes)].

	PS.	PE.	$\frac{PS}{PE}$.	$\frac{\text{PE adulte}}{PE}$.	Indice de valeur cérébrale.
	—	—	—	—	—
♂ jeune (Hrdlicka)........	1 185	53	22	1,2	1,21
♂ jeune (Hrdlicka)........	1 417,5	53	22	1,2	1,21
♀ adulte (Hrdlicka).......	6 577	65,7	100	1	1
♀ adulte (Hrdlicka).......	7 938	67	118	1	1

Ongulés.

Cochon domestique [K (r étant 0,25) = 5,05 (moyenne de 4 adultes, 2 ♂ et 2 ♀)].

[Chiffres de Lawson G. Lowrey (1).]

	PS moyenne.	PE moyenne.	$\frac{PS}{PE}$.	$\frac{\text{PE adulte}}{PE}$.	Indice de valeur cérébrale.
	—	—	—	—	—
Portée n° 13 = 3 ♂......	0,29	0,02	14	4 550	»
— n° 14 = 5 ♂......	0,70	0,06	11	1 518	»
— n° 24 = 6 ♂......	1,7	0,10	17	910	»

(1) Lawson G. Lowrey, *loc. cit.*

	PS. moyenne.	PE. Moyenne.	$\frac{PS}{PE}$.	$\frac{PE\ adulte}{PE}$.	Indice de valeur cérébrale.
	—	—	—	—	—
Portée n° 17 = 2 ♂ + 3 ♀.	3,25	0,19	17	478	»
— n° 21 = 2 ♂......	4,97	0,34	11	267	»
— n° 8 = 5 ♂ + 1 ♀.	10,33	0,69	14	131	»
— n° 2 = 2 ♂ + 2 ♀.	28,2	1,37	21	66	0,13
— n° 5 = 7 ♂ + 3 ♀.	63,54	2	18	45	0,14
— n° 16 = 1 ♂ + 3 ♀.	74,9	2,47	30	36	0,16
— n° 23 = 6 ♂ + 2 ♀.	90,2	3,20	28	28	0,21
— n° 4 = 1 ♂ + 2 ♀.	97	3,86	25	23	0,25
Portées n°s 3 et 18 = 18 ♂ + 4 ♀(1).............	126,45	5,1	24	17	0,33
Portée n° 1 = 2 ♂ + 1 ♀.	153	6,22	24	14	0,34
— n° 47 = 2 ♂ + 4 ♀.	216,5	6,88	31	13	0,34
— n° 11 = 3 ♂ + 2 ♀.	288,8	10,25	28	8	0,50
— n° 48 = 3 ♂ + 2 ♀.	334,7	11,01	30	8	0,52
— n° 10 = 3 ♂ + 2 ♀.	395	13,78	21	6	0,62
— n° 19 = 2 ♂ + 1 ♀.	465	18,97	24	4	0,78
— n° 9 = 2 ♂ + 3 ♀.	731	25,21	29	3	0,97
— n° 20 = 3 ♀......	745	29,5	25	3	1,13
Nouveau-né.............	826	33,04	25	2	1,27
Adultes. 2 ♂ + 2 ♀......	104 539	90,94	1 148	1	1

Phacochoerus africanus Gm. [K (*r* étant 0,25) = 8,2 (moyenne des 2 adultes)].

	PS.	PE.	$\frac{PS}{PE}$.	$\frac{PE\ adulte}{PE}$.	Indice de valeur cérébrale.
	—	—	—	—	—
♂ n° 1923-2433 (R. Anthony).	40 000	95	421	1,3	0,82
♀ adulte, n° 1925-407 (R. Anthony).................	65 000	125	520	1	1
♂ adulte n° 1925-406 (R. Anthony)..................	69 000	140	492	1	1

Dicotyles torquatus Cuv. [K (*r* étant 0,25) = 8,4.]

	PS.	PE.	$\frac{PS}{PE}$.	$\frac{PE\ adulte}{PE}$.	Indice de valeur cérébrale.
	—	—	—	—	—
♀ n° 1925-417 (R. Anthony)..	7 700	93	82	1	1,19
♀ (Hrdlicka)	19 618	101	194	1	1

(1) J'ai réuni les portées 3 et 18, dont les poids moyens somatiques se suivent : 116,2 et 136,7, mais dont la première (3) a un poids encéphalique moyen 5,28 supérieur à celui de la seconde (4,92).

Cervulus muntjac Zimm. [K (r étant 0,25) = 11 (moyenne des n°s 1924-403 ♂ et 1925-265 ♀)].

	PS.	PE.	$\frac{PS}{PE}$.	$\frac{PE\ adulte}{PE}$.	Indice de valeur cérébrale.
	—	—	—	—	—
♂ n° 1922-414 (R. Anthony), nouveau-né	1 384	55	25	2,2	0,83
♀ n° 1923-1017 (R. Anthony), nouveau-né	1 561	55	28	2,2	0,83
♂ n° 1923-237 (R. Anthony), nouveau-né	1 130	50	22	2,5	0,75
♀ n° 1923-2426 (R. Anthony), nouveau-né	1 070	47	22	2,6	0,71
♀ n° 1924-246 (R. Anthony), nouveau-né	1 087	50	21	2,5	0,75
♂ n° 1924-303 (R. Anthony), nouveau-né	1 210	43	28	2,9	0,65
Moyenne des nouveau-nés...	1 240	50	24	2,5	0,75
♂ n° 1925-408 (R. Anthony), 6 mois 5 jours.........	7 500	93	80	1,5	0,94
♂ n' 1926-25 (R. Anthony).	13 700	115	119	1	1
♂ n° 1924-403 (R. Anthony), 3 ans 6 mois, adulte	14 050	118	119	1	1
♂ n° 1925-265 (R. Anthony), adulte................	16 600	125	132	1	1

Cervus hippelaphus Cuv. [K (r étant 0,25) = 14,9 (moyenne des 3 adultes)].

	PS.	PE.	$\frac{PS}{PE}$.	$\frac{PE\ adulte}{PE}$.	Indice de valeur cérébrale.
	—	—	—	—	—
♂ n° 1922-314 (R. Anthony), nouveau-né	3 555	101	33	2,4	0,86
♂ n° 1922-282 (R. Anthony), nouveau-né	4 960	106	46	2,3	0,85
♂ n° 1923-2026 (R. Anthony), nouveau-né	5 500	117	47	2,1	0,90
♀ n° 1923-2493 (R. Anthony), nouveau-né	4 520	102	44	2,4	0,85
♂ n° 1924-375 (R. Anthony), nouveau-né	4 495	102	44	2,4	0,85
♂ n° 1926-327 (R. Anthony), nouveau-né............	3 600	92	39	2,7	0,79
Moyenne des nouveau-nés...	4 438	103	42	2,4	0,83
♂ n° 1926-309 (R. Anthony).	4 700	103	45	2,4	0,85
♂ 1926-289 (R. Anthony)...	4 700	105	44	2,4	0,86
♀ n° 1923-2413 (R. Anthony), 4 jours	4 640	98	47	2,3	0,80
♂ n° 1926-9 (R. Anthony), 57 jours...............	9 200	133	69	2,8	0,89

	PS.	PE.	$\frac{PS}{PE}$.	$\frac{PE\ adulte}{PE}$.	Indice de valeur cérébrale.
	—	—	—	—	—
♀ nº 1924-398 (R. Anthony), 14 ans 1 mois 9 jours, adulte.	60 000	227	264	1	1
♂ nº 1922-369 (R. Anthony), adulte	87 000	231	376	1	1
♀ nº 1926-321 (R. Anthony), adulte	90 000	293 (1)	307		1

Ovis tragelaphus L. [(r étant 0,25) = 13,3].

	PS.	PE.	$\frac{PS}{PE}$.	$\frac{PE\ adulte}{PS}$.	Indice de valeur cérébrale.
	—	—	—	—	—
Nouveau-né (R. Anthony)...	3 732	92	40	2,1	0,87
Nº 1926-399 (R. Anthony), 3 jours	4 600	100	46	2	0,94
♂ nº 1925-247 (R. Anthony).	10 850	138	78	1,4	1
♀ nº 1925-208 (R. Anthony).	44 000	190	231	1,1	1
♀ (Hrdlicka), adulte	56 700	209,5	270	1	1

Girafa camelopardalis L. [K (r étant 0,25) = 25,1].

	PS.	PE.	$\frac{PS}{PE}$.	$\frac{PE\ adulte}{PE}$.	Indice de valeur cérébrale.
	—	—	—	—	—
♂ 2 mois (Max Weber)	150 000	389	385	1,7	0,77
♂ jeune (Max Weber)	300 000	420	714	1,6	0,72
♂, animal ayant vécu 22 ans à Amsterdam (Max Weber).	529 000	680	777	1	1

Tapirus americanus Briss. [K (r étant 0,25) = 8,4].

	PS.	PE.	$\frac{PS}{PE}$.	$\frac{PE\ adulte}{PE}$.	Indice de valeur cérébrale.
	—	—	—	—	—
♂ 1 mois 4 jours (Max Weber)	13 750	137,5	100	1,2	1,48
♀ jeune (Max Weber)	18 900	134,5	140	1,2	1,34
♂ père du nº 1 (Max Weber).	160 000	169	947	1	1

(1) Encéphale paraissant être d'un poids exceptionnellement élevé.

Cétacés.

PHOCAENA COMMUNIS Cuv. [K (r étant 0,25) = 34,6 (dernier individu de la série)].

	PS.	PE.	$\frac{PS}{PE}$.	$\frac{PE\ adulte}{PE}$.	Indice de valeur cérébrale.
	—	—	—	—	—
♂ (MAX WEBER)	6 750	199	34	2,5	0,63
♂ (MAX WEBER)	12 000	300	40	1,7	0,82
♀ (MAX WEBER)	14 900	381	39	1,3	1
♂ (MAX WEBER)	24 500	406	60	1,2	0,97
♂ (MAX WEBER)	30 200	408	74	1,2	0,90
♂ (MAX WEBER)	53 800	512	105	1	0,98
♂ (LEGENDRE)	64 300	555	115	1	1

Rongeurs.

DASYPROCTA MEXICANA Sauss. [K (r étant 0,25) = 2,8].

	PS.	PE	$\frac{PS}{PE}$.	$\frac{PE\ adulte}{PE}$.	Indice de valeur cérébrale.
	—	—	—	—	—
♀ nº 1926-398 (R. ANTHONY)	1 527	17,8	85	1,11	1,05
♀ nº 1926-394 (R. ANTHONY), adulte	2 300	20	115	1	1

LAPIN DOMESTIQUE [K (r étant 0,25) = 1,5]. (Chiffres de ZIEHEN cités par O. HERTWIG.)

	PS.	PE.	$\frac{PS}{PE}$.	$\frac{PE\ adulte}{PE}$.	Indice de valeur cérébrale.
	—	—	—	—	—
Fœtus 29 jours (moyenne de 3 individus)	42,2	1,25	33,7	8,4	0,27
Nouveau-né (moyenne de 2 individus)	31,8	1,24	25	8,4	0,41
1 heure et demie	46,9	1,49	32,5	7	0,33
1 demi-jour	40	1,18	33,9	8,8	0,26
1 jour et demi	38,3	1,33	28,8	7,8	0,29
3 jours	75,1	1,85	40,6	5,6	0,41
5 jours	83	2,40	34,6	4,3	0,53
5 jours et demi	61	2,02	30,2	5,1	0,44
7 jours et demi	137	2,62	52,6	4	0,58
8 jours	75,5	2,67	28,3	3,9	0,59
8 jours	149	3,16	47,4	3,3	0,60
8 jours et demi	102,8	2,72	37,8	3,8	0,60
10 jours et demi	207	3,08	48	3,4	0,50
11 jours (moyenne de 2 individus)	123,2	3,90	31,5	2,7	0,86
12 jours et demi	223,9	3,66	61,2	2,8	0,61

	PS.	PE.	$\frac{PS}{PE}$.	$\frac{PE\ adulte}{PE}$.	Indice de valeur cérébrale.
	—	—	—	—	—
15 jours	136	4,43	30,7	2,3	0,98
20 jours	219,5	4,89	44,9	2,1	0,81
20 jours	154,3	4,93	31,3	2,1	0,82
21 jours	131,6	4,95	26,6	2,1	1,1
26 jours	273,2	5,89	46,4	1,7	0,98
31 jours	227,8	6,06	37,6	1,7	1,01
39 jours	517	6,83	75,7	1,5	0,98
41 jours	545	6,45	84,5	1,6	0,86
53 jours	798	7,92	100,8	1,3	1,05
61 jours	567	6,99	81,2	1,5	0,93
Adultes (moyenne de 2 individus, l'un de Hrdlicka, l'autre de Max Weber).	1 851	10,50	176	1	1

Rat [K (r étant 0,25) = 0,47].

	PS.	PE.	$\frac{PS}{PE}$.	$\frac{PE\ adulte}{PE}$.	Indice de valeur cérébrale.
	—	—	—	—	—
1 jour (Ziehen, cité par Hertwig)	4,92	0,28	17,6	8,4	»
7 jours (*Ibid*)	2,60	0,26	10	9	»
24 jours (*Ibid.*)	37,80	1,40	27	1,6	0,99
♂ adultes [moyenne de 3 individus (Max Weber)]	448	2,36	190	1	1

Marsupiaux.

Trichosurus vulpecula Kerr. [K (r étant 0,25) = 1,66 (moyenne des 3 adultes)].

	PE	PS.	$\frac{PS}{PE}$.	$\frac{PE\ adulte}{PE}$.	Indice de valeur cérébrale.
	—	—	—	—	—
♂ 124-13 (R. Anthony)	930	7	132	1,28	1,08
♀ 1924-39 (R. Anthony), adulte	1 875	9	208	1	1
♀ (Max Weber), adulte	1 256	11,4	110	1	1
♀ (Max Weber), adulte	1 724	10,6	162	1	1

Macropus rufus Desm. [K (r étant 0,25) = 4,2].

	PE.	PS.	$\frac{PS}{PE}$.	$\frac{PE\ adulte}{PE.}$.	Indice de valeur cérébrale.
	—	—	—	—	—
♀ n° 1923-2355 (R. Anthony).	6 000	41	146	1,6	1,07
♀ n° 1924-377 (R. Anthony) .	15 800	50	316	1,3	1,08
♀ (Max Weber)	22 750	58	392	1,1	1,11
♂ n° 1924-22 (R. Anthony), adulte	36 000	68	529	1	1

Nous compléterons ces tableaux par quelques données numériques relatives à l'état pondéral de l'encéphale à la naissance.

Mammifères à la naissance.	PS.	PE.	$\frac{PS}{PE}$.	$\frac{PE\ adulte}{PE}$.	Indice de valeur cérébrale.
PRIMATES.					
On peut admettre que chez l'Homme, sans distinction de sexe, en moyenne et approximativement, les chiffres sont les suivants	3 000	300	10	4,33	0,50
Chimpanzé, ♀ 5 jours (F. COUPIN)..........	5 770	96	8	4,1	0,57
Semnopithecus maurus Schreb. [moyenne de 2 individus (HULSHOFF POL)]...............	391	32	12	2,1	0,97 soit 1 environ.
CARNASSIERS.					
Chat domestique ♀ (ZIEHEN, *in* HERTWIG)....	122	6,55	18,6	4,7	0,57
Chat domestique, 3 heures (ZIEHEN, *in* HERTWIG).	105,6	4,8	22	6,4	0,42 soit 0,50 environ.
Ursus arctos L. [moyenne de 2 individus (R. ANTHONY)].............	361	7	51	58,1	0,08 [K chez l'adulte (*r* étant 0,25) = 18,5 calculé d'après un individu mâle (MAX WEBER), dont le poids somatique a dû être légèrement corrigé.]
Procyon lotor L	97,5	4,8	20,3	8,5	0,31 [K chez l'adulte (*r* étant 0,25) = 5,1, calculé d'après un individu ♀ (MAX WEBER) : PS = 4 280 et PE = 41.]
ONGULÉS (Suidés).					
Cochon domestique (LAWSON G. LOWREY).....	826	33,04	25	2	1,27

Mammifères à la naissance.	PS.	PE.	$\frac{PS}{PE}$.	$\frac{PE\ adulte}{PE}$.	Indice de valeur cérébrale.
ONGULÉS (Ruminants).					
Cervulus muntjac Zimm. [moyenne de 7 individus, 4 ♂ et 3 ♀ (R. ANTHONY)]	1 240	50	24	2,5	0,75
Cervus hippelaphus Cuv. [moyenne de 5 individus, 4 ♂ et 1 ♀ (R. ANTHONY)]	4 438	103	42	2,4	0,83
Rangifer tarandus L. ♀ (n° 1923-2162) (R. ANTHONY)	3 760	105	35	2,6	0,81
					[K chez l'adulte (r étant 0,25) = 16,2, calculé d'après la moyenne de deux adultes n° 1924-5 ♀ : PS = 62 000 et PE = 268 ; — n° 1925-410 ♂ : PS = 105 000 et PE = 287.]
Chèvre [moyenne de 2 individus (COLIN)]......	3 542	57	62	2,1	0,81
					[K (r étant 0,25) = 8,8.]
Hircus depressus Schr.					
♀ (n° 1923-2457) (R. ANTHONY)	1 180	40	29	2,2	0,92
♀ (n° 1925-243) (R. ANTHONY)	1 166	44	26	2	1
♂ (n° 1923-1018) (R. ANTHONY)	1 260	48	26	1,8	1,11
♂ (n° 1924-401) (R. ANTHONY)	1 240	44	29	2	1
♀ (n° 1923-2462) (R. ANTHONY)	1 040	42	24	2,1	1
♂ (n° 1923-2020) (R. ANTHONY)	1 092	42	23	2,1	1
Moyenne..............	1 163	43	36	2	1
					[K chez l'adulte, moyenne de 2 individus (r étant 0,25) = 7,2.]
Mouton (COLIN)........	3 400	52	65	2,4	0,82
					[K (r étant 0,25) = 8,4.]
Ovis tragelaphus L. (R.. ANTHONY)	3 732	92	40	2,1	0,87

Rongeurs.

Mammifères à la naissance.	PS.	PE.	$\frac{PS}{PE}$.	$\frac{PE\ adulte}{PE}$.	Indice de valeur cérébrale.
—	—	—	—	—	—
Hystrix cristata L. ♂ (n° 1926-94) (R. Anthony).	527	11	47,9	2,2	0,73 [K (r étant 25) = 3,02, calculé d'après un individu ♀ (Hrdlicka) : PS = 4763 et PE = 24,2.]
Lapin, fœtus de 29 jours (moyenne de 2 individus)	42,4	1,25	33,7	8,4	0,27
moyenne de 2 individus	31,8	1,24	25	8,4	0,41
1 heure et demie	46,9	1,49	32,5	7	0,33
un demi-jour	40	1,18	33,9	8,8	0,26 soit 0,30 environ.

Voici les principales conséquences qui me paraissent pouvoir être tirées de tous ces chiffres.

Poids absolu. — L'étude du poids absolu montre que, dans l'espèce humaine, l'encéphale croît très rapidement depuis environ le sixième mois de la vie intra-utérine jusque vers l'âge de sept ans ; de sept à vingt ans, il croît encore, mais avec beaucoup moins de rapidité ; de vingt à soixante ans, son poids reste à peu près stationnaire avec, dans la seconde moitié de cette période, tendance à la diminution ; au delà de soixante ans, il diminue nettement. Cette diminution du poids encéphalique dans la vieillesse peut aller jusqu'à 300 grammes d'après Manouvrier ; cet auteur a fait remarquer qu'il existe en effet chez les vieillards une discordance indéniable entre le poids encéphalique relevé directement et le poids encéphalique calculé d'après la capacité crânienne, ce dernier étant toujours le plus fort, d'où résulte nettement cette diminution du poids encéphalique dans la vieillesse qu'accusent aussi les moyennes.

La diminution du poids encéphalique dans la vieillesse est évidemment due à un abaissement de la densité de la matière cérébrale (Voir p. 30 et 31), puisqu'une fois parvenue à son

maximum la capacité de la boîte crânienne ne diminue pas.

En ce qui concerne les autres Mammifères, les documents que nous possédons ne sont ni assez nombreux ni assez précis pour nous permettre de parvenir à des données analytiques comparables à celles que nous avons en ce qui concerne l'Homme. Notons pourtant que, comme chez l'Homme, la fin de la vie intra-utérine est, chez le Semnopithèque maure, une période d'accroissement très rapide de l'encéphale. Il en est de même chez le Cochon domestique. Chez le Chat domestique, ce serait sensiblement après les quinze premiers jours qui suivent la naissance que le cerveau commencerait à accélérer notablement sa croissance.

Poids relatif. — Dans l'ensemble, chez l'Homme, le poids relatif s'abaisse de façon progressive pendant toute la vie. Cependant, il ne le fait pas régulièrement : il existe des périodes de relèvement :

1° De huit à neuf mois de la vie intra-utérine ;

2° De trois mois à deux ans.

Ceci tient à deux poussées très nettes de croissance cérébrale que nous allons mieux voir ressortir tout à l'heure de l'étude du rapport $\frac{\text{PE adulte}}{\text{PE}}$ et qui se produisent l'une avant la naissance, l'autre peu de temps après.

Si, au delà de vingt ans jusqu'à soixante, le poids encéphalique relatif continue à décroître, ceci ne tient pas seulement à ce qu'à partir d'un certain âge l'encéphale diminue progressivement de poids, mais surtout au fait que l'embonpoint somatique augmente. Dans l'extrême vieillesse, où l'amaigrissement remplace en général l'embonpoint, la faible valeur du poids encéphalique relatif est due surtout à la diminution du poids encéphalique absolu, qui se fait beaucoup plus rapidement qu'avant soixante ans.

Chez les autres Mammifères, nous voyons la même diminution progressive avec l'âge du poids relatif.

Si, d'une façon générale, les jeunes ont un poids encéphalique relatif plus élevé que les adultes, ceci tient : 1° à ce qu'ils sont déjà en possession d'éléments nerveux embryonnaires qu'ils utiliseront plus tard ; 2° à leur petite taille. Le poids relatif est toujours d'ailleurs, comme nous l'avons vu (Voir p. 37 à 40), plus élevé dans les petites formes que dans les grandes.

Rapport $\frac{PE\ adulte}{PE}$. — Ce rapport est éminemment instructif : il nous montre que, chez l'Homme, à partir du sixième ou du septième mois de la vie intra-utérine, l'encéphale subit une importante poussée de croissance à partir de laquelle il augmente de poids lentement. Presque aussitôt la naissance, il subit une nouvelle poussée, puisque le quotient de $\frac{\text{PE adulte}}{\text{PE}}$ passe de 4,4 qu'il était à la naissance à 2,7 de 0 à trois mois, et croît ensuite de façon régulière, de telle sorte que, vers sept ans, il n'est pas loin de son poids définitif, qu'il atteint par progression lente avant quinze ans.

Et il en est de même dans les deux sexes.

Il semblerait que, chez les Anthropoïdes (Orang, Gorille et Chimpanzé), l'encéphale atteigne sa taille définitive plus tôt que chez l'Homme : à 6 ou 8 kilogrammes de poids somatique pour l'Orang (ce qui correspondrait, si l'on raisonne en tenant compte de ce que l'Orang adulte pèse à peu près comme un Homme adulte, à un enfant de quatre à six mois environ) et à l'âge de deux à trois ans pour le Gorille et le Chimpanzé.

Chez le *Semnopithecus maurus* Schreb., les chiffres que nous possédons permettent de constater, lorsque le fœtus pèse 64 grammes, une poussée de croissance analogue à celle

que l'on observe chez l'Homme au sixième ou au septième mois de la vie intra-utérine ; à la naissance, l'encéphale, qui n'en avait chez l'Homme atteint que le quart, a atteint ici la moitié de son poids définitif.

Chez le Lion, il atteint son poids définitif à un an environ ; chez le Chat domestique, où il n'avait à la naissance que le $\frac{1}{5}$ ou le $\frac{1}{6}$ de son poids définitif, c'est de trois à six mois.

Chez l'*Ursus arctos* L., qui naît de très petite taille (1), le cerveau n'est à la naissance que le $\frac{1}{58}$ de ce qu'il sera chez l'adulte.

Chez le *Procyon lotor* L., il en est le $\frac{1}{8}$ ou le $\frac{1}{9}$.

Chez le Cochon, l'encéphale a presque atteint à la naissance la moitié de son poids définitif, et il paraît en être sensiblement de même dans l'ensemble des Ongulés.

Chez l'*Hystrix cristata* L., il en est aussi de même (2).

Chez le Lapin, l'encéphale croît régulièrement à partir de la naissance, époque à laquelle il n'aurait que le $\frac{1}{8}$ de son poids définitif, sans qu'on constate aucune poussée d'intensité particulière ; à deux mois, il n'a pas encore tout à fait atteint son poids définitif.

Le Rat se comporterait sensiblement comme le Lapin : à la naissance le quotient du rapport $\frac{\text{PE adulte}}{\text{PE}}$ est de 8,4.

(1) Voir R. ANTHONY, Note préliminaire sur le poids du nouveau-né comparé à celui de l'adulte (*Bull. et Mém. Soc. Anthrop. de Paris*, 1924). — R. ANTHONY et F. COUPIN, Le cerveau de l'Ours nouveau-né (*Album Soc. Sc. Sevcenkianae Ucraïnensium Leopoliensis ad solemnia sua decennalia quinta*, Leopoli, 1925).

(2) Au point de vue du poids du nouveau-né comparé à celui de l'adulte, le Porc-Épic, de même, d'ailleurs, que le Cabiaï, se comporte comme des Ongulés, ce que ne font ni le Rat ni le Lapin ; ceux-ci ont des petits très peu avancés à la naissance, alors que ceux du Porc-Épic et du Cabiaï sont très avancés à ce moment.

Indice de valeur cérébrale. — L'indice de valeur cérébrale nous fournit des renseignements qui paraissent d'un plus grand intérêt encore que ceux qui ressortent des chiffres précédents.

Nous le voyons, chez l'Homme, où il est de 0,13 au cinquième mois de la vie intra-utérine, croître progressivement jusqu'à la fin de la gestation, passant rapidement

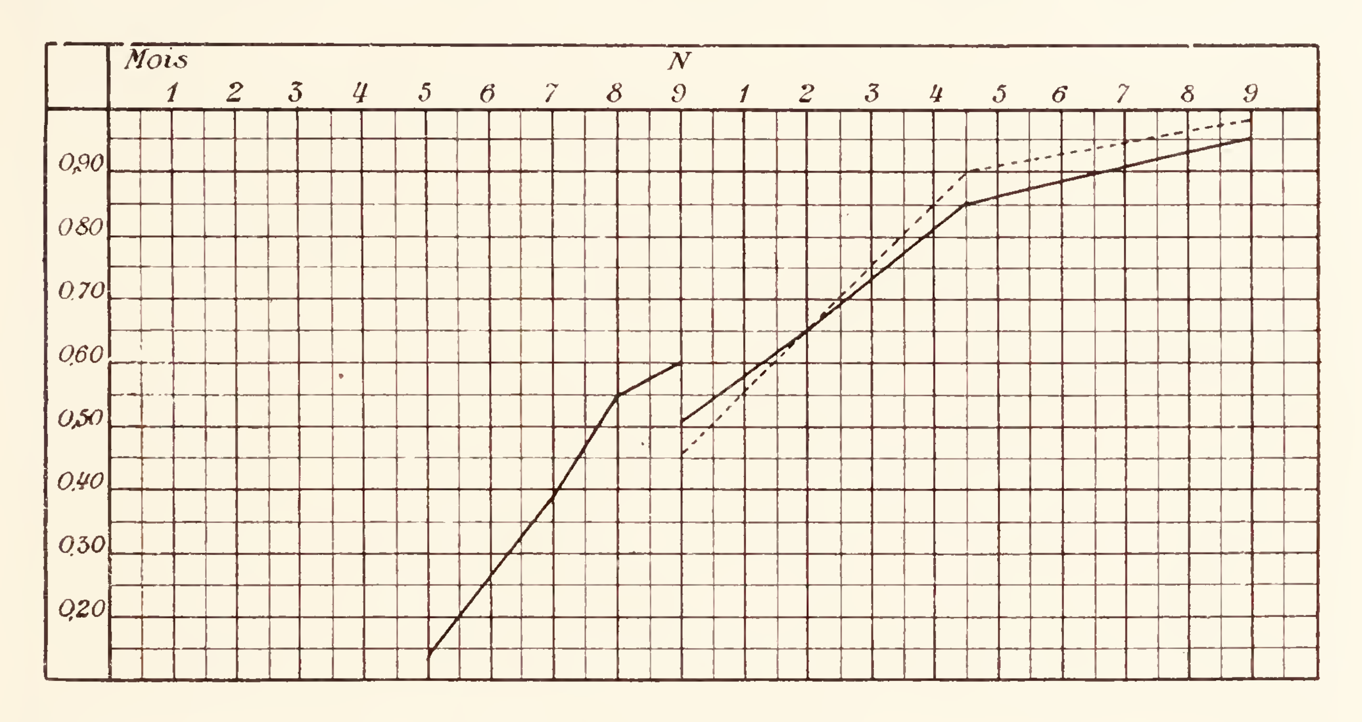


Fig. 23. — L'indice de valeur cérébrale chez l'Homme : 1° depuis le cinquième mois de la vie intra-utérine jusqu'à la naissance (chiffres de ZIEHEN) ; 2° depuis la naissance jusqu'au dixième mois : ♂, trait plein ; ♀, trait interrompu (chiffres de BOYD).

de 0,13 à 0,35 pour la période qui répond au sixième et au septième mois, c'est-à-dire à la première poussée déjà mentionnée (Voir p. 86 et 87) de croissance cérébrale.

A la naissance, il ne serait encore que de 0,51 ♂ et 0,47 ♀, d'après les chiffres rectifiés de BOYD, soit en moyenne et environ 0,50 ; ce moment est, nous l'avons vu par l'étude du rapport $\frac{\text{PE adulte}}{\text{PE}}$, en quelque sorte un moment de repos pour la croissance encéphalique.

Aussitôt après la naissance, il augmente rapidement (0,80 ♂, 0,85 ♀ de trois à six mois), pour atteindre déjà vers un an une valeur voisine de 1.

De un an à sept ans, il augmente encore, dépassant de plus en plus la valeur de 1 (1,11, 1,16, 1,21 ♂; 1,07, 1,19, 1,30 ♀).

De sept ans à trente ans, il s'abaisse, mais sans jamais descendre au-dessous de 1 (1,15, 1,12, 1,02 ♂; 1,15, 1,09, 1,01 ♀).

Remarquons que cette période, qui s'étend de un an à trente ans et où l'indice de valeur cérébrale dépasse 1, atteignant son maximum vers l'âge de sept ans, correspond exactement à la période de la vie pendant laquelle l'esprit se forme et où le cerveau fait le plus d'efforts pour acquérir les données qu'il utilisera dans le reste de la vie.

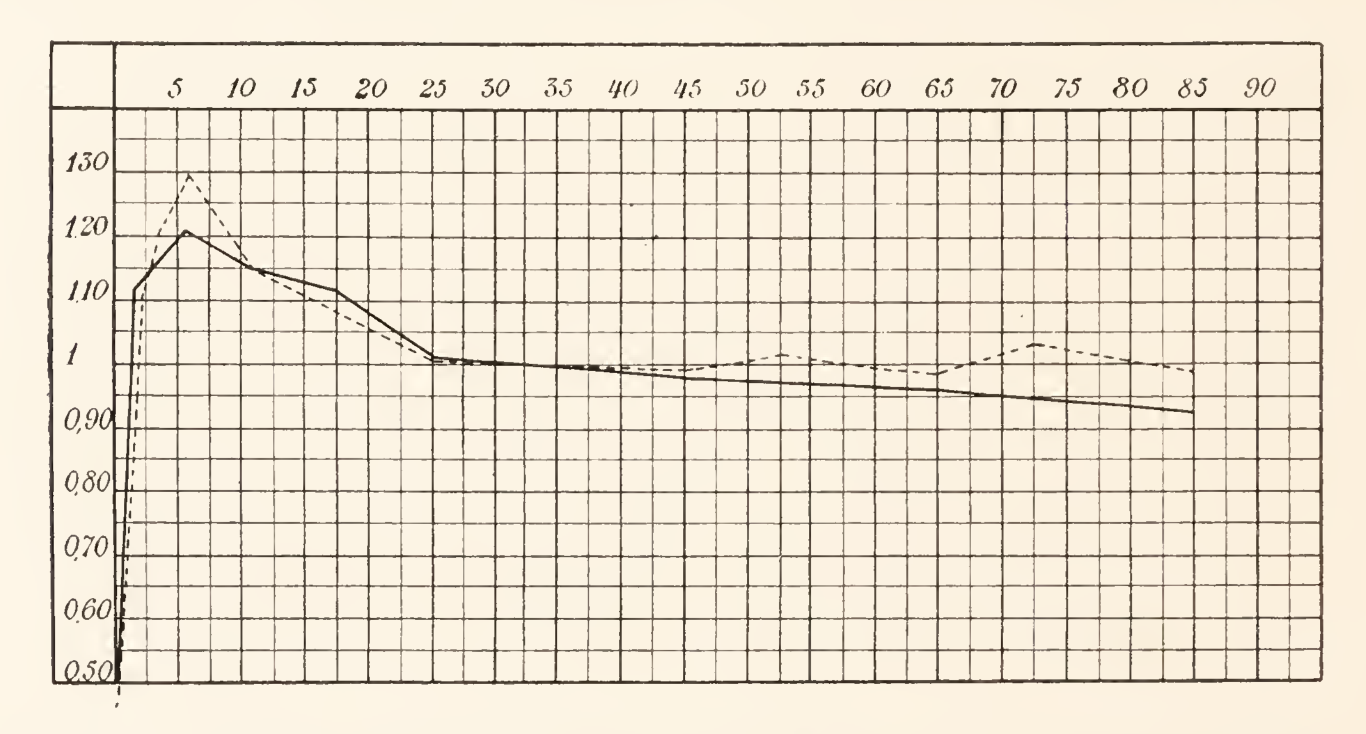


Fig. 24. — L'indice de valeur cérébrale chez l'Homme de la naissance à quatre-vingt-cinq ans : ♂, trait plein ; ♀, trait interrompu (chiffres de Boyd).

De quarante à quatre-vingt-dix ans, on constate, dans le sexe masculin, une légère diminution progressive et régulière de l'indice de valeur cérébrale, qui reste à peu près constant jusqu'à la fin chez la Femme. C'est encore conforme à ce que l'on observe et à ce que l'on sait : il semblerait en effet que la Femme conserve mieux que l'Homme, pendant la période de décrépitude, l'intégrité de ses fonctions intellectuelles.

L'élévation au-dessus de 1 de l'indice de valeur cérébrale

au cours de l'enfance paraît être générale, non seulement aux Primates (Orang, Gorille, Chimpanzé, Gibbon, Semnopithèque), mais à l'ensemble des autres Mammifères (Lion, Panthère, Chat, Chien, Tapir par exemple). Tous en effet ont à faire dans leur jeunesse leur éducation intellectuelle.

Chez le Gorille et chez le Chimpanzé de deux à trois ans, la grande élévation de l'indice de valeur cérébrale indiquerait une supériorité de possibilités intellectuelles plus marquée à cet âge par rapport à l'adulte que celles que l'on constate chez l'enfant humain (1).

Chez le *Semnopithecus maurus* Schreb., on voit que ce n'est pas à un âge correspondant à un an comme chez l'Homme, mais bien dès la naissance, que l'indice de valeur cérébrale atteint une valeur voisine de 1. Le *Semnopithecus maurus* serait donc, au point de vue intellectuel, plus précoce que l'Homme.

Chez les Félins (Lion, Panthère, Chat domestique), l'élévation au-dessus de 1 de l'indice de valeur cérébrale s'accomplirait dans les six premiers mois qui suivent la naissance, mais plus tôt chez le Chat que dans les deux autres formes.

Chez l'*Ursus arctos* L., l'indice de valeur cérébrale n'a encore, à la naissance, que la valeur de 0,07 ; chez un fœtus de Chat de 12 centimètres, il est déjà de 0,20.

Chez le Cochon domestique, c'est à la naissance qu'il atteint ou même dépasse la valeur de 1.

Chez les Ruminants, l'indice de valeur cérébrale a, au moment de la naissance ou peu après, sensiblement la valeur de 1.

(1) F. Coupin a, depuis la rédaction de ce livre, eu l'occasion de comparer l'indice de valeur cérébrale au cours de l'enfance chez les trois grands Anthropoïdes (*C. R. Acad. des Sciences,* 31 janvier 1927). Voici sa principale conclusion : dans les trois formes précitées, le maximum de l'indice de valeur cérébrale est d'autant plus élevé au cours de l'enfance que le coefficient de céphalisation (avec $r = 0{,}56$) est plus faible... La supériorité du jeune sur l'adulte serait ici d'autant plus marquée qu'on s'adresse à une espèce intellectuellement moins développée.

Chez le Lapin, il atteindrait cette valeur vers l'âge de trois semaines.

δ. — L'analyse du poids encéphalique.

D'une façon générale, chez les Poissons, mis à part les Sélaciens, dont le cerveau et le cervelet sont généralement considérables, comme chez les Mammifères, la partie de beaucoup la plus développée de l'encéphale est le cerveau moyen, dont les parties dorsales (lobes optiques ou tubercules bijumeaux) font une saillie qui dépasse notablement celles que forment les vésicules du cerveau antérieur. Viennent ensuite seulement le télencéphale, qui forme deux petites vésicules [le plus souvent confondues en une seule (1)] ; les hémisphères, en avant du cerveau moyen, et le métencéphale enfin, dont le cervelet représente la portion dorsale.

Chez les Reptiles, le télencéphale l'emporte nettement sur le cerveau moyen, et le cervelet reste relativement petit.

Chez les Oiseaux, dont les vésicules télencéphaliques constituent déjà la partie principale de l'encéphale (2), le cervelet acquiert un très grand volume.

Chez les Mammifères enfin, l'encéphale est, pour sa plus grande part, constitué du cerveau antérieur ; dans le reste, c'est le cervelet qui tient la plus grande place.

Des pesées de Broca effectuées sur des Parisiens de vingt à soixante ans, Manouvrier a tiré les résultats suivants :

Moyennes.	154 ♂.	44 ♀.
Taille	1m,680	1m,583
Poids de l'encéphale	1 361gr,5	1 201gr,3
— des hémisphères	1 191gr,0	1 201gr,3
— du cervelet	145gr,2	131g,7
— de la protubérance annulaire	19gr,51	17gr,8
— du bulbe rachidien	6gr,805	6gr,36

(1) Voir p. 94.

(2) La grande expansion du télencéphale chez les Oiseaux est due à l'importance que prend chez eux le sens de la vision.

Meynert, d'une part, et Sappey, de l'autre, trouvent des chiffres un peu différents de ceux-ci, ce que suffisent d'ailleurs à expliquer la différence des techniques et la difficulté de pratiquer toujours exactement aux mêmes endroits le sectionnement des parties constitutives de l'encéphale (1).

Quoi qu'il en soit, si l'on représente par 100 la masse de l'encéphale, les hémisphères y entrent, chez l'Homme, à peu près pour 87 parties, le cervelet pour 11 et le reste pour 2.

Ceci corrobore ce que nous avons dit au début, à savoir que, pour l'appréciation de l'intelligence, le fait de considérer l'encéphale tout entier au lieu du télencéphale ne constitue pas une aussi grosse erreur qu'on pourrait le supposer *a priori*.

(1) Meynert, par exemple, éliminait des hémisphères une partie des corps striés qu'il pesait avec le bulbe, la protubérance et le cerveau moyen (tronc encéphalique).

CHAPITRE II

LE TÉLENCÉPHALE ENVISAGÉ DANS SON ENSEMBLE

I. — Caractères généraux et subdivisions.

Le télencéphale (1) ou cerveau est, chez les Mammifères, de même que chez les Oiseaux, les Reptiles, les Batraciens et l'ensemble des Poissons, — à l'exception des Ganoïdes et des Téléostéens, où il se présente sous l'aspect d'une vésicule unique, mais qui, par la forme même qu'elle affecte, paraît résulter aussi de la simplification secondaire d'une double vésicule, bien plutôt qu'exprimer une disposition primitive, — représenté par deux larges diverticules symétriques droit et gauche branchés sur le tube nerveux près de sa terminaison antérieure (*lamina terminalis*), c'est-à-dire sur le diencéphale (2).

Les cavités de ces diverticules (ventricules télencéphaliques

(1) Rappelons que His entendait par télencéphale non seulement les deux hémisphères, mais aussi ce que l'on appelle la *pars optica hypothalami*, partie du diencéphale. Le terme télencéphale a d'ailleurs prêté à de regrettables confusions : A. Prenant (Voir la dernière édition, 1921, notamment p. 47, du *Traité d'Anatomie humaine* de P. Poirier et A. Charpy) le prend comme synonyme de cerveau intermédiaire.

(2) L'*Amphioxus* ne possède pas, à proprement parler, de télencéphale. La partie renflée antérieure de son système nerveux central paraît devoir correspondre tout au plus au prosencéphale des embryologistes, c'est-à-dire à la plus antérieure des trois vésicules primitives d'où dérivent le diencéphale et le télencéphale. Il semble bien, en effet, exister chez l'*Amphioxus*, en avant du pli de Kupffer, une indication de l'étranglement qui sépare le mésencéphale du diencéphale.

ou latéraux) communiquent avec celle du diencéphale, qui est impaire et médiane, par les orifices auxquels on donne le nom de trous de Monro.

Les expansions télencéphaliques constituent les hémisphères, qui sont reliés l'un à l'autre par un système de commissures constituées de voies de conduction et contenues sur la ligne médiane dans l'épaisseur de la *lamina terminalis*, partie du cerveau intermédiaire.

Nous ne traiterons pas ici de la question des limites topographiques du télencéphale par rapport au diencéphale ; c'est un problème compliqué qu'il est beaucoup plus avantageux d'examiner à propos du rhinencéphale (Voir p. 142).

On peut, dans le télencéphale, réduit à son expression propre, c'est-à-dire aux seules vésicules branchées sur le diencéphale, distinguer trois parties dont les deux premières forment ce que l'on appelle le manteau ou pallium. Ces trois parties sont :

1° Le *rhinencéphale*, ainsi appelé par William Turner. Il constitue autour du hile du télencéphale une sorte d'anneau ou de limbe, considérablement épaissi dans la région basale, ou encore, suivant la comparaison de Broca, de raquette dont le manche serait représenté par le bulbe olfactif et son pédoncule. Tel que, macroscopiquement, il est décrit et limité, il répond fondamentalement, et le plus souvent en fait, à la faculté de sensibilité spécifique de l'olfaction, mais n'y répond pourtant pas toujours ; on voit, en effet, chez les Cétacés du groupe des Delphinidés, certaines de ses parties constituantes persister avec leur forme extérieure, bien que ces animaux soient totalement dépourvus de sens olfactif ; de plus, peut-être répond-il en partie aux fonctions gustatives, si intimement liées aux fonctions de l'odorat. Notons que, si l'on a pu arriver à la notion morphologique de rhinencéphale,

le considérer comme un organe défini, et en quelque sorte autonome, une unité anatomique, ce n'est pas seulement en se basant sur la connaissance à laquelle on a pu parvenir, chez les Mammifères, connaissance encore très incomplète, du trajet de leurs voies olfactives, mais c'est aussi en se fondant sur cette constatation qu'il est vraiment un système ayant son individualité propre, qui constitue, chez les Vertébrés considérés comme primitifs, toute, ou presque toute, la paroi télencéphalique, mais dont on voit l'importance diminuer considérablement chez les Mammifères, se réduisant à l'extrême chez les formes aquatiques et aussi chez celles, comme les Singes et surtout l'Homme, où l'intellectualité devient prédominante (1). Le système fornicien est la voie conductrice descendante fondamentale du rhinencéphale.

2° Le *neopallium*, ainsi appelé par G. ELLIOT-SMITH, localisé aux régions que le rhinencéphale n'occupe pas à la surface du cerveau et qui répond à toutes les autres facultés de sensibilité spécifique, à la motricité ; c'est aussi, chez les Mammifères, l'organe fondamental du psychisme. Il suit à travers les grands groupes de Vertébrés un développement inverse de celui du rhinencéphale (2), dont, à l'origine, il paraît dériver (3) : il est inexistant, ou presque inexistant, chez les formes primitives, dont on peut dire que toute la vie psychique est en quelque sorte commandée par le sens de

(1) La régression du rhinencéphale chez les Oiseaux paraît devoir être attribuée au grand développement que prend chez eux le système visuel.

(2) Et ceci qu'il doive son expansion au grand développement des facultés intellectuelles, comme chez les Primates, ou à l'importance acquise du sens visuel, comme chez les Oiseaux.

(3) Ce pourquoi l'on donne quelquefois à l'écorce rhinencéphalique le nom d'*archipallium*. Ce terme est toutefois à rejeter en raison des confusions auxquelles il prête. Voir G. ELLIOT SMITH, The term *Archipallium*, a disclaimer (*Anat. Anz.*, XXXV, p. 17, 1909).

l'olfaction et atteint chez les Mammifères son maximum d'importance. Sa voie conductrice principale, mais non exclusive, passe par la région dénommée *capsule interne.*

3° Les *noyaux gris centraux*, qui se présentent comme des amas ganglionnaires épaississant, à sa base, la paroi télencéphalique.

II. — Généralités sur la constitution de la paroi télencéphalique.

Nous avons vu que l'on pouvait reconnaître deux couches dans la paroi du tube nerveux des Vertébrés : l'une externe, épaisse, appelée nerveuse et qui, seule, l'est en effet ; l'autre interne, très mince, semblable chez tous les types et dans toutes les régions, la couche épendymaire. En raison même des caractères à peu près identiques que présente partout cette dernière couche, nous n'avons, au point de vue structure, qui est celui auquel nous nous placerons tout d'abord, à nous occuper que de la couche nerveuse formée de cellules ganglionnaires et de voies de conduction.

Dans la paroi télencéphalique des Mammifères, elle est très différente suivant les régions où on la considère.

Dans la région ventrale, c'est-à-dire dans l'épaississement basal de l'anneau rhinencéphalique, les cellules ganglionnaires forment de gros amas qui sont les noyaux gris centraux noyés dans la masse des voies conductrices. La surface de la paroi de cette région ventrale est tantôt constituée de substance grise, où les cellules ganglionnaires prédominent (cortex rhinencéphalique ; par exemple : *gyrus olfactorius lateralis, tuberculum olfactorium, lobus piriformis*), tantôt de substance blanche (faisceaux de fibres conductrices à nu ; par exemple : *tractus olfactorius lateralis*).

Au pourtour du hile cérébral, et si l'on met à part le corps

paraterminal, très développé chez les Reptiles (1), et qui l'est encore suffisamment en tant que masse ganglionnaire chez la plupart des Mammifères, on ne rencontre pas d'amas de cellules ganglionnaires comparables à ceux qu'on observe à la base, mais on peut distinguer deux assises dans la couche nerveuse : 1° une couche superficielle grise où les cellules ganglionnaires prédominent sur les fibres conductrices (cortex rhinencéphalique : *gyrus dentatus*, Hippocampe) ; 2° une couche profonde blanche constituée de fibres conductrices (*alveus*).

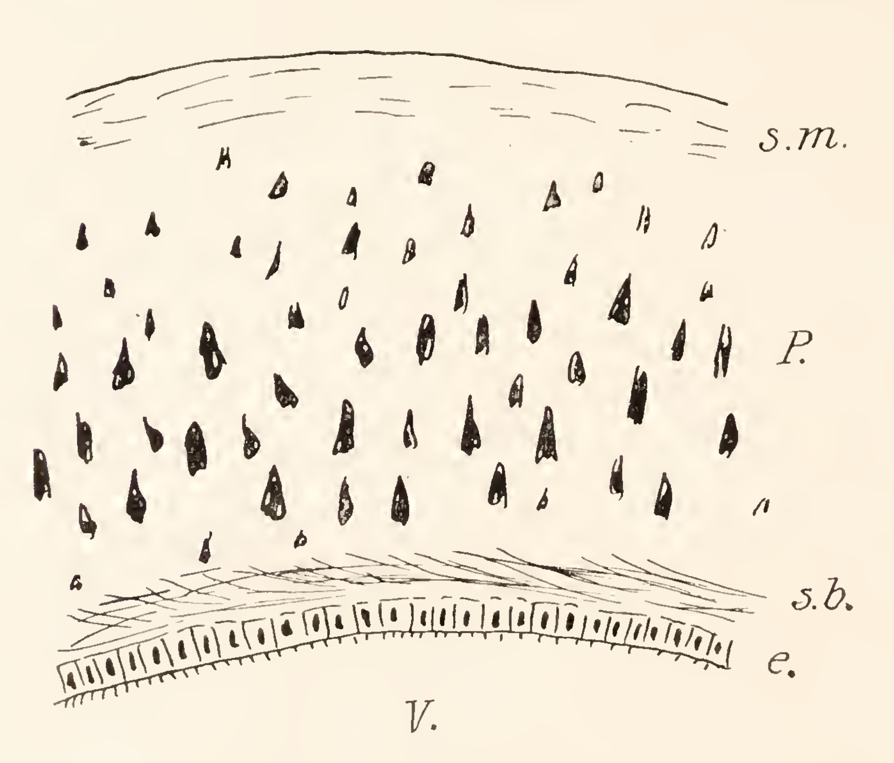


Fig. 25. — Cortex de Reptile (*Alligator*). — S. *m.*, couche moléculaire ; P., couche des cellules pyramidales ; S. *b.*, substance blanche ; *e.*, épendyme ; *v.*, ventricule. (Imité de Chr. Jakob et Cl. Onelli.)

Dans la région qu'occupe le neopallium, la même disposition (en deux couches : substance grise à la surface, substance blanche en profondeur) se reproduit ; mais, dans la couche superficielle, les cellules ganglionnaires sont réparties suivant un ordre plus complexe que dans le rhinencéphale, et qui est éminemment caractéristique de l'écorce néopalléale. Cette

(1) Chez les Reptiles, en effet, au corps paraterminal correspond un amas ganglionnaire comparable aux noyaux centraux de la base (corps striés). Chez la plupart des Mammifères, le corps paraterminal, quoique réduit et à certains égards transformé, conserve ses caractères de masse ganglionnaire. Chez l'Homme, il se réduit à une lame mince et, entre les deux lames minces de chaque hémisphère, existe une cavité (cinquième ventricule ou mieux ventricule de la cloison), sur laquelle nous aurons à revenir et qui n'existe généralement pas chez les Macrosmatiques.

dernière, difficile à distinguer chez les Sélaciens, ne commence à se constituer avec ses caractères propres que chez les Dipneustes, les Batraciens, et surtout chez les Reptiles, où l'on voit les cellules ganglionnaires se disposer en couches régulières au voisinage de la surface extérieure de la paroi télencéphalique (Voir page 299) ; cette ébauche du cortex néopalléal s'étend et se complique considérablement chez les Mammifères.

Dans le cortex télencéphalique des Vertébrés, on reconnaît deux couches fondamentales (Voir fig. 25), que je ne ferai pour l'instant qu'indiquer : 1° couche moléculaire ou plexiforme ; 2° couche des cellules pyramidales. Cette dernière reposant sur la substance blanche est souvent considérée par les auteurs comme constituée de deux assises chez les Mammifères : celle des cellules pyramidales proprement dites et celle des cellules polymorphes, qui ne sont que des cellules pyramidales modifiées. En somme, on distingue habituellement trois couches dans le cortex mammalien.

Les proportions de substance grise et de substance blanche sont à peu près les suivantes dans le télencéphale humain :

Substance grise.	Cortex	33 p. 100
	Noyaux gris de la base	6 —
Total		39 p. 100
Substance blanche		61 —

Notons au passage que, chez les Ganoïdes et les Téléostéens, la paroi télencéphalique est amincie dans toute la région de la voûte réduite à la couche épendymaire et présentant les caractères d'une formation choroïdienne, telle que nous l'avons définie, c'est-à-dire faisant corps avec la méninge. Cette disposition ne semble pas, au surplus, et comme nous l'avons dit aussi, devoir être considérée comme primitive et pouvant aboutir par évolution à la disposition

qui caractérise les autres Vertébrés. L'absence de couche nerveuse doit bien plutôt être considérée ici comme secondaire, étant le résultat d'une régression (Voir fig. 26).

En ce qui concerne la couche interne ou profonde (substance blanche) de la paroi néopalléale des Mammifères, nous dirons seulement qu'elle est beaucoup plus développée que celle du rhinencéphale, quoique formant un système beaucoup moins bien individualisé anatomiquement.

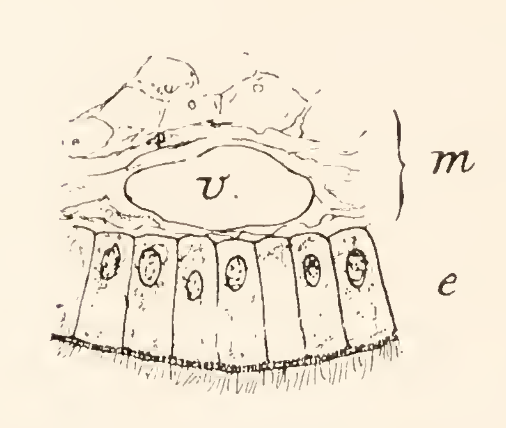


Fig. 26. — Paroi télencéphalique dorsale de Poisson téléostéen. — *m.*, méninge, composée de tissu fibreux vers le centre et de tissu adipeux vers la périphérie ; *e.*, épendyme ; le tout constituant une formation choroïdienne ; *v.*, vaisseau. (D'après F. COUPIN.)

Enfin, il est une partie du télencéphale des Mammifères où la paroi est réduite à la seule couche épendymaire et où existe la disposition caractéristique des formations choroïdiennes (plexus choroïdes antérieurs) ; cette partie correspond à la fissure choroïdienne ou fente de Bichat. Nous parlerons de cette dernière à propos des limites du rhinencéphale et verrons que tout oblige à considérer les plexus choroïdes, non pas comme des parties du cerveau intermédiaire, mais bien comme des parties du cerveau antérieur.

III. — La forme du télencéphale.

Nous ne nous en occuperons que chez les Mammifères.

α. — Vue d'ensemble.

Pour avoir une vue d'ensemble de la forme télencéphalique des Mammifères, on peut utiliser les trois mesures suivantes prises sur les moules endocrâniens :

Longueur maxima.
Largeur maxima.
Hauteur maxima.

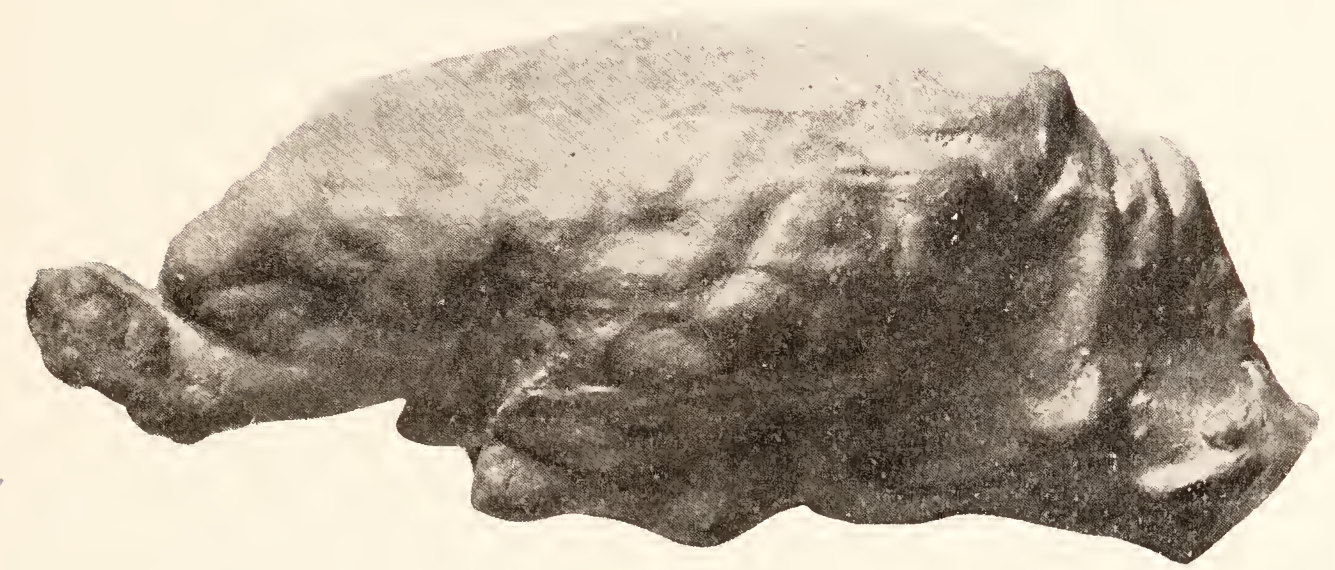


Fig. 27. — Moulage endocrânien de *Boselaphus tragocamelus* Pall. (n° A. 10262). Vue latérale externe gauche. 2/3 de grandeur naturelle. Encéphale très allongé et très surbaissé.

Elles permettent de calculer les indices suivants :

$$I = \frac{\text{Largeur} \times 100}{\text{Longueur}}.$$

$$I' = \frac{\text{Hauteur} \times 100}{\text{Longueur}}.$$

$$I'' = \frac{\text{Hauteur} \times 100}{\text{Largeur}}.$$



Fig. 28. — Moulage endocrânien de *Canis familiaris* L. (n° A. 8143). Vue latérale externe gauche. 2/3 de grandeur naturelle. Encéphale allongé et surbaissé.

Plus ces trois indices se rapprocheront de 100, plus le télencéphale tendra vers la forme sphérique.

I voisin de 100 indiquera un télencéphale de section horizontale presque circulaire ; inférieur à 100, il indiquera un cerveau allongé ; supérieur à 100, un cerveau plus large que long.

I′ et I″ voisins de 100 indiqueront un cerveau élevé soit par rapport à sa longueur, soit par rapport à sa largeur,

soit par rapport aux deux à la fois ; de beaucoup inférieurs à 100, ils indiqueront un cerveau surbaissé ; supérieurs à 100, ils indiqueront un cerveau très développé en hauteur.

D'après la valeur de ces indices, il est visible, par exemple, que chez les Ruminants et, parmi les Carnassiers, chez le



Fig. 29. — Moulage endocrânien de *Lobodon carcinophaga* Hombr. et Jacq. (nº A. 8047). Vue latérale externe gauche. 2/3 de grandeur naturelle approximativement. Encéphale court et surélevé.

Chien, surtout lorsqu'il s'agit, comme c'est le cas de l'animal pris ici comme exemple, d'un Chien de grande taille, le cerveau est allongé et surbaissé (Voir fig. 27 et 28).

	Longueur en millim.	Largeur en millim.	Hauteur en millim.	I.	I'.	I''.
Boselaphus tragocamelus Pall.	118	84	59	71	50	70
Canis familiaris L. A. 18163.	79	57	50	72	63	87

Chez le Thylacine, Marsupial présentant avec les Canidés des caractères de convergence indiscutables, le cerveau est de section horizontale circulaire et plus élevé que chez les Chiens.

	Longueur en millim.	Largeur en millim.	Hauteur en millim.	I.	I'.	I''.
	—	—	—	—	—	—
Thylacinus cynocephalus Harris. A. 8187	51	51	37	100	72	72

Chez les Pinnipèdes, les Cétacés, les Éléphants et les Siréniens, la largeur du cerveau l'emporte sur sa longueur ; la hauteur, de plus, devient considérable. En somme, la forme globuleuse s'indique, s'affirme ou même se dépasse (Voir fig. 29, 30 et 31).

	Longueur en millim.	Largeur en millim.	Hauteur en millim.	I.	I'.	I''.
	—	—	—	—	—	—
Lobodon carcinophaga Homb. et Jacq. A. 8047	104	123	77	119	74	62
Delphinus delphis L. A. 3261	96	162	105	168	109	64
Loxodon africanum Blum. A. 950	194	277	164	142	84	59
Manatus senegalensis Desm. n° 1878-462	87	100	73	114	83	73

Dans la série des Primates, on voit, des Singes cynomorphes à l'Homme, en passant par les Anthropoïdes, le cerveau s'élargir et s'élever de plus en plus par rapport à sa longueur, se rapprocher de plus en plus, en un mot, de la forme subsphérique (Voir fig. 33).

	Longueur en millim.	Largeur en millim.	Hauteur en millim.	I.	I'.	I''.
	—	—	—	—	—	—
Cercopithecus patas Schreb. A. 8100	78	60	52	76	66	86
Gorille n° 1897-276 ♀	114	88	77	76	67	87
— n° 1901-660	104	84	69	76	66	82
— A. 8078	111	88	73	79	65	82
— n° 1909-358 ♀	114	92	77	80	67	83
Chimpanzé A. 13920	112	90	79	80	70	87
Homme [Indigène du Rio-Negro, (Brésil)] A. 8069	163	142	123	87	75	86

En mettant à part le cas des Marsupiaux, qui est très spécial, on voit que, dans l'ensemble, c'est toujours chez les Mammifères possédant le coefficient de céphalisation le plus élevé, c'est-à-dire chez ceux dont l'encéphale, et plus parti-

culièrement le télencéphale (puisque c'est celui-ci qui augmente le plus quand l'encéphale s'accroît) est le plus volumineux



Fig. 30. — Moulage endocrânien de *Delphinus delphis* L. (nº A. 3261). Vue latérale externe gauche. 2/3 de grandeur naturelle approximativement. Encéphale très court et très surélevé (subsphérique).

par rapport à la grandeur du corps que s'observe la forme la plus voisine de la sphérique.

Le tableau ci-dessous le montre très nettement :

Cerveaux allongé surbaissés.	Cerveaux subsphériques.
Canidés. K = 0,30 environ.	Cétacés. K = 2,25 et 1,20 (d'après le tableau des pages 49 et 50).
Ruminants. K de 0,59 à 0,22 (d'après le tableau des pages 49 et 50).	Éléphant d'Asie. K = 1,24.
	Phoca vitulina. K = 1,02.
	Primates.
	Hommes. K = 2,89.
	Gibbon et Orang. K de 0,76 à 0,69 (d'après le tableau des pages 49 et 50).
	Hapalidés. K = 0,50 environ
	Macaque et Semnopithèque. K de 0,74 à 0,42 (d'après le tableau des pages 49 et 50).

Il semble donc que, lorsqu'il augmente de volume par rapport à la grandeur du corps, le cerveau tende de plus en plus à prendre la forme sphérique.

Ceci s'explique par le fait que l'augmentation de volume du cerveau se fait non pas seulement par une expansion prédominante du télencéphale, mais surtout par l'expansion du neopallium, celle-ci accompagnant, comme nous le verrons, la régres-



Fig. 31. — Moulage endocrânien de *Loxodon africanum* Blum. (n° A. 950). Vue latérale externe gauche. 3/8 de grandeur naturelle. Encéphale court et surélevé.

sion du rhinencéphale. Les animaux à coefficient de céphalisation élevé et à cerveau subsphérique sont en même temps en effet des animaux à rhinencéphale régressé (Cétacés, Pinnipèdes, Primates) ; l'Éléphant serait une exception à cette règle.

La tendance du cerveau à se rapprocher de la forme sphérique s'observe d'ailleurs dans tous les cas où il se trouve être plus volumineux : un Chien de petite race dont le cerveau est toujours relativement plus gros que celui d'un Chien de grande race l'a aussi plus globuleux. Il en est de même d'un jeune Chien comparé à un Chien adulte.

Chez les animaux, où il est allongé et surbaissé à

l'âge adulte, le cerveau est toujours plus près, chez le fœtus, de la forme subsphérique, et cet aspect s'atté-

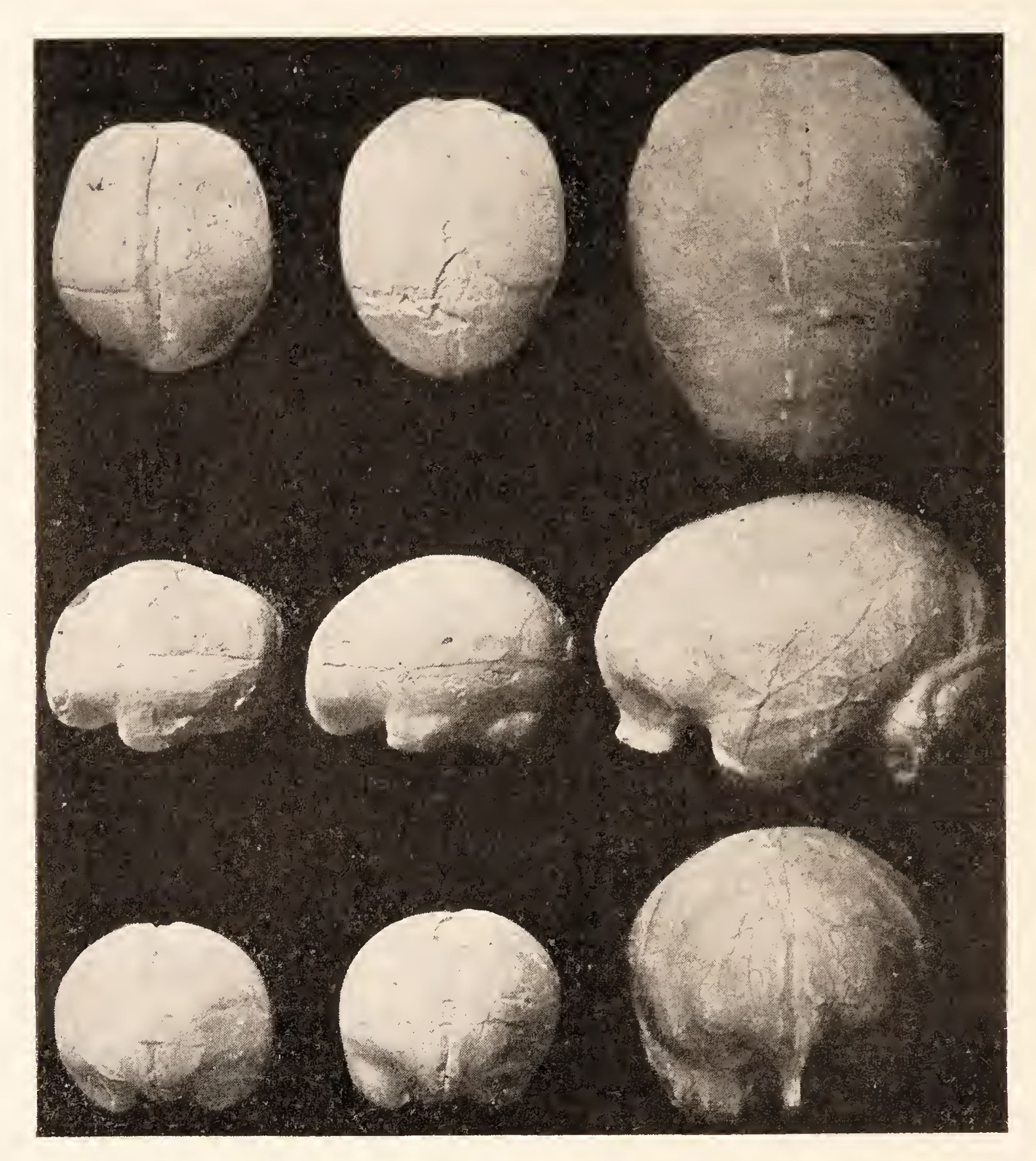


Fig. 32. — Les changements de forme du cerveau du Chimpanzé au cours du développement individuel. (D'après F. Coupin.) A gauche, fœtus (n° 1915-74 ♂) ; au milieu, nouveau-né (n° 1924-390 ♀) ; à droite, adulte. En haut, *norma verticalis* (face supérieure) ; au milieu, face latérale externe gauche ; en bas, face antérieure. La forme d'abord subsphérique du cerveau s'atténue de plus en plus au cours du développement. Représentation des moulages endocrâniens 1/3 de grandeur naturelle.

nue à mesure que l'animal avance en âge. Ceci se voit même chez les Anthropoïdes [L. Manouvrier (1), R. An-

(1) L. Manouvrier, Sur les modifications générales du profil encéphalique et endocrânien dans le passage à l'état adulte chez l'Homme et les Anthropoïdes (*Bull. Soc. Anthrop. de Bordeaux*, 1884).

THONY (1), F. COUPIN (2)], dont le cerveau est toujours plus allongé et plus surbaissé chez l'adulte que chez le jeune (Voir fig. 32). Chez l'Homme, le cerveau acquiert de bonne heure et conserve toujours une forme subsphérique. Ce fait est en rapport avec le grand développement du neopallium dans cette espèce ; à tout âge de sa vie, l'Homme a son télencéphale beaucoup plus développé par rapport à sa masse somatique que n'importe quel autre Mammifère.

Il reste encore à dire un mot de la forme comparée des deux hémisphères cérébraux. Ceux-ci sont symétriques d'une façon générale chez les Mammifères, et les Anthropoïdes ne s'écartent guère, à cet égard, de la règle. Chez l'Homme, ils sont, au contraire, toujours plus ou moins dissymétriques, et cette dissymétrie coïncide assez souvent avec une très légère différence de poids en faveur de l'hémisphère gauche (L. MANOUVRIER). Les Néanderthaliens avaient le télencéphale dissymétrique comme les Hommes d'aujourd'hui (3).

β. — Analyse de quelques particularités morphologiques du télencéphale en rapport avec son changement de forme concurremment à son augmentation de volume.

Les conditions qui entraînent le changement de forme du cerveau en rapport avec son augmentation de volume peuvent être multiples. Laissant de côté la régression du rhinencéphale qui s'accompagne toujours d'une expansion du neopallium, il faut voir tout d'abord que l'augmentation de volume, étant

(1) R. ANTHONY, Le développement du cerveau chez les Singes. Première partie: Préliminaires, Anthropoïdes. (*Ann. des Sc. nat., Zoologie*, 1916).

(2). F. COUPIN, Étude d'un cerveau de Chimpanzé nouveau-né (*Bull. et Mém. Soc. Anthrop. de Paris*, 1925).

(3) Voir M. BOULE et R. ANTHONY, L'encéphale de l'Homme fossile de La Chapelle-aux-Saints (*l'Anthropologie*, mars-avril 1911). — R. ANTHONY, L'encéphale de l'Homme fossile de La Quina (*Bull. et Mém. Soc. Anthrop. de Paris*, 6 mars 1913).

due le plus souvent à un développement plus grand de l'intellectualité, les parties antérieures du télencéphale, c'est-à-dire celles qui correspondent à presque tout ce que l'on appelle en anatomie humaine le lobe frontal et où l'on s'accorde à placer principalement le siège de l'intellectualité, doivent augmenter tout à la fois de hauteur et de largeur.

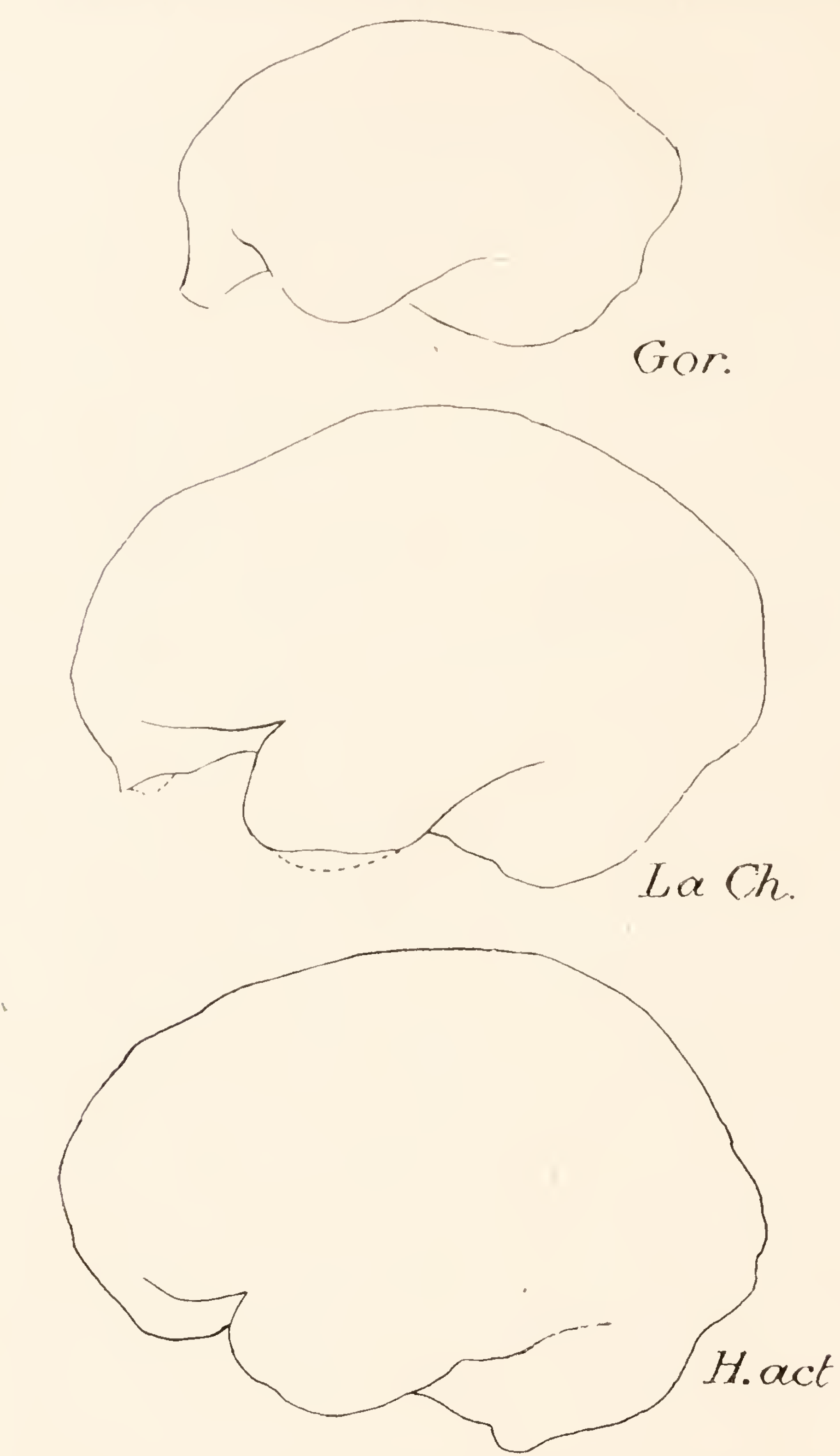


Fig. 33. — Profils comparés des encéphales (moulages endocrâniens) d'un Gorille, d'un Néanderthalien (Homme de La Chapelle-aux-Saints) et d'un Homme actuel (Bellovaque). 1/3 de grandeur naturelle. (D'après M. Boule et R. Anthony.) Pour montrer l'accentuation de la forme subsphérique de l'Anthropoïde à l'Homme actuel en passant par le Néanderthalien.

D'autre part, la flexion télencéphalique s'accentuant, le développement du lobe temporal se produit.

Enfin, le cerveau, s'étalant pour ainsi dire, se développe dans ses régions postérieures, et le lobe occipital prend naissance.

Nous allons successivement étudier ces différents processus de changement de forme.

1. — L'évolution du lobe frontal (1).

L'évolution de la partie antérieure du cerveau située en avant de la région de la motricité volontaire (Voir page 317) est très réduite chez les non-Primates ; elle est surtout intéressante à étudier chez les Primates, en raison de la spécialisation qu'ils ont subie dans le sens de l'intellectualité.

Chez les Lémuriens, les plus inférieurs des Primates au point de vue intellectuel, le lobe frontal est bas ; de plus, en section horizontale, il est nettement en forme de coin.

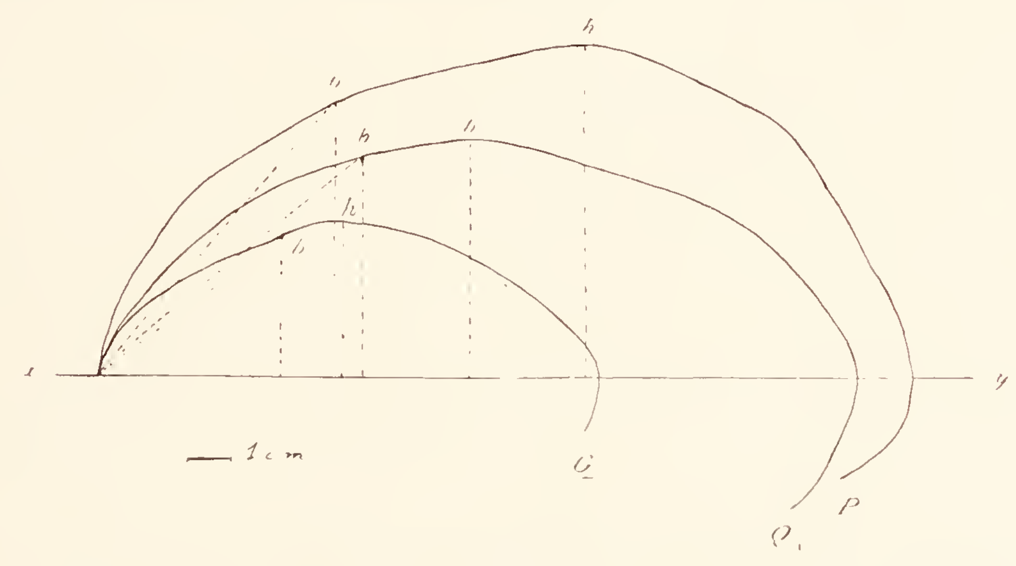


Fig. 34. — Courbes sagittales du télencéphale dessinées au stéréographe pour la mesure de l'angle de fuite du front. — G, chez un Gorille (n° A. 8078) ; Q, chez l'Homme néanderthalien de La Quina ; P., chez un Papoua ; *xy*., ligne passant par le diamètre antéro-postérieur maximum ; *b*, bregma ; *h*, vertex. Figure destinée à montrer le développement progressif du lobe frontal en hauteur de l'Anthropoïde à l'Homme actuel en passant par le Néanderthalien.

Chez les Singes cynomorphes, sa hauteur est déjà plus grande. Elle devient considérable chez les Anthropoïdes et plus encore chez l'Homme (Voir fig. 33 et 34).

De plus, des Singes à l'Homme, le lobe frontal augmente aussi dans le sens transversal (Voir fig. 35).

L'augmentation de hauteur du lobe frontal des Singes à l'Homme peut s'exprimer : 1° par la mesure de l'angle de

(1) Voir, à ce sujet, M. Boule et R. Anthony, *loc. cit.* ; R. Anthony, *Bull. et Mém. Soc. Anthrop. de Paris*, 6 mars 1913.

fuite du front qui se laisse aisément calculer sur les moulages endocrâniens (angle compris entre la ligne antéro-postérieure maxima et celle qui va de l'extrémité antérieure de cette ligne au bregma, point toujours possible à repérer d'après le crâne sur le moulage endocrânien) (Voir fig. 34).

Voici les mesures de cet angle dans une série de grands Anthropoïdes et d'Hommes) :

Gorille 1909-358 ♀	37°
— A. 8078	35°
Chimpanzé A. 12773	44°
— A. 8081 ♂	44°
Orang A. 8079	43°
Moyenne des Anthropoïdes	*40°*
Homme (Blanc)	46°
— (Nègre de Tombouctou)	48°
— (Papoua)	50°
— (Mangabien des Célèbes)	50°
Moyenne des Hommes	*48°*

Chez les Néanderthaliens du pléistocène moyen, cet angle n'est que de 42° (La Chapelle-aux-Saints) et de 41° (La Quina), intermédiaire en somme entre celui des Hommes actuels et celui de la moyenne des grands Anthropoïdes.

2° Par le rapport de la hauteur verticale au niveau du bregma au diamètre antéro-postérieur maximum (Voir fig. 34).

Voici les valeurs de ce rapport chez les mêmes individus que précédemment :

Gorille 1909-358 ♀	26
— A. 8078	29,2
Chimpanzé A. 12773	32,1
— A. 8091 ♂	31,1
Orang A. 8079	33,3
Moyenne des Anthropoïdes	*30,3*
Homme (Nègre de Tombouctou)	33,5
— (Papoua)	34,7
— (Blanc)	36,8
— (Mangabien des Célèbes)	39,6
Moyenne des Hommes	*36,15*

Chez les Néanderthaliens du pléistocène moyen ce rapport n'est que de 29,7 (La Chapelle-aux-Saints), 29,8 (La Quina) 32,5 (Neanderthal).

L'augmentation de la région antérieure du cerveau dans le sens horizontal peut aisément s'apprécier sur les silhouettes de la figure 35 tracées au stéréographe de Broca. On voit que l'Homme de La Chapelle-aux-Saints est encore à cet égard intermédiaire entre le Gorille et l'Homme actuel.

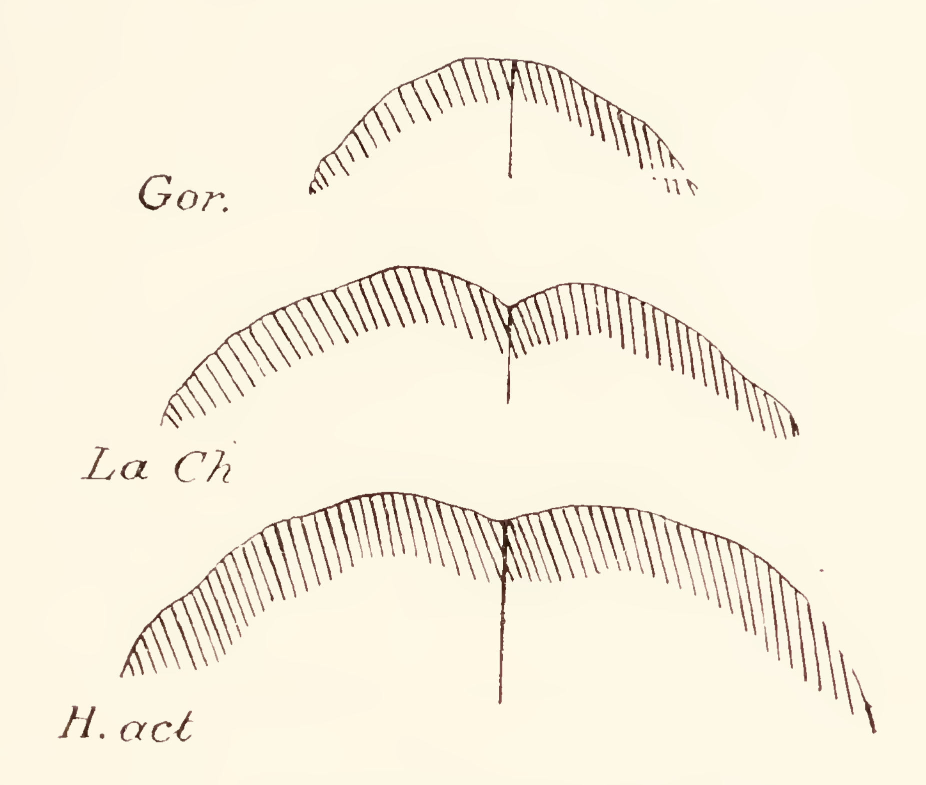


Fig. 35. — Coupes horizontales de la région antérieure du cerveau chez un Gorille, chez l'Homme néanderthalien de La Chapelle-aux-Saints et chez un Homme actuel (Allemand du Sud). 1/2 de grandeur naturelle. (D'après M. Boule et R. Anthony.) Pour montrer le développement transversal progressif du lobe frontal de l'Anthropoïde à l'Homme actuel en passant par le Néanderthalien.

En résumé, on constate chez les Primates une augmentation progressive de volume, dans tous les sens, de la région antérieure du cerveau. Et cette augmentation de volume participe, comme l'on conçoit, à l'acquisition de la forme subsphérique.

2. — *La constitution du lobe temporal.*

L'un des processus par lequel le cerveau augmentant de volume tend à prendre la forme sphérique est l'accentuation de la flexion télencéphalique.

De celle-ci et du plissement des sillons arqués qui l'accompagne

résulte le développement exagéré de toute la partie postérieurement située à l'angle de flexion et qui constitue ce que l'on appelle en anatomie humaine le lobe temporal.

On voit un véritable lobe temporal exister chez l'Éléphant (Voir fig. 31), les Cétacés (Voir fig. 30 et 102) et tous les Primates, où il se développe de plus en plus des Singes cynomorphes à l'Homme, en passant par les Anthropoïdes, à mesure que le cerveau augmente de volume et devient plus globuleux.

Chez les Ours, Carnassiers de grande taille et à cerveau tendant à prendre la forme subsphérique, on voit exister une ébauche très nette de lobe temporal (Voir fig. 119 et 120).

3. — *La constitution du lobe occipital.*

Chez la plupart des Mammifères où le cerveau est allongé et surbaissé, on ne constate rien d'analogue à ce que l'on appelle le lobe occipital chez les Primates et qui vient plus ou moins recouvrir le cervelet. Chez un Canidé, par exemple, le bord postérieur de l'hémisphère est parallèle aux branches postérieures des sillons concentriques de la face externe, en particulier à la branche postérieure du latéral (post-latéral) ; de même, sur la face interne, la calcarine suit aussi la même direction (Voir fig. 114 et 122).

Chez les Ours, où le cerveau augmentant de hauteur tend à se rapprocher davantage de la forme subsphérique, on voit une ébauche de lobe occipital se développer à son angle supérieur ; elle est marquée par une série de petits sillons, les paracaudaux, existant entre le post-latéral et le bord postérieur de l'hémisphère. De même, sur la face interne, la calcarine présente une petite branche horizontale se dirigeant vers l'angle supérieur de l'hémisphère et qui pourrait être un début de rétrocalcarine. Il existe donc ici

une ébauche incontestable de lobe occipital (Voir fig. 119, 120 et 54).

Cette ébauche est beaucoup plus nette chez les Lémuriens. Chez les Singes, un véritable lobe occipital existe, surplombant le cervelet. Et nous verrons que sa présence se traduit d'abord par l'existence d'un diverticule supplémentaire de

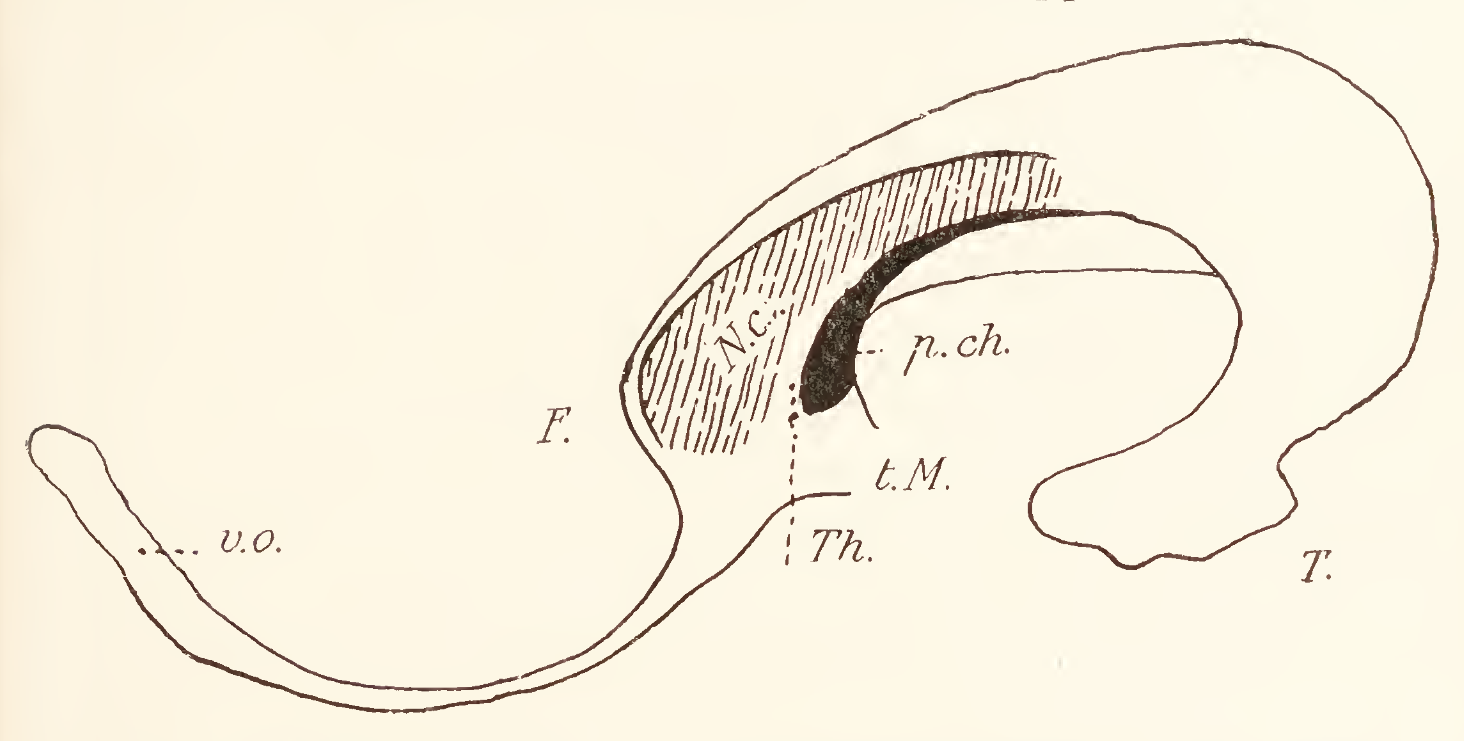


Fig. 36. — Moulage métallique du ventricule télencéphalique gauche (face externe) d'un Cheval (n° 1925-2). — F., extrémité frontale ; T., extrémité temporale ; *v.o.*, ventricule olfactif ; N. *c.*, noyau caudé (en hachures interrompues) ; T*h.*, thalamus ; *p. ch.*, plexus choroïdes (en noir) ; *t.* M., trou de Monro. A propos de cette figure, ainsi que des deux suivantes (37 et 38), il est indispensable de faire observer que l'empreinte du thalamus (T*h.*) ne correspond à ce dernier qu'à travers la formation choroïdienne télencéphalique ; en effet, celle-ci s'étend de la crête du *fornix*, d'une part, à la *lamina affixa* d'autre part, d'où il suit que la matière injectée, qui est en contact avec le noyau caudé, ne peut pas l'être avec le thalamus ; si elle en épouse pourtant la forme, c'est parce que, du fait même de la pression que l'injection détermine, la formation choroïdienne s'applique exactement à la surface du thalamus (Voir p. 142 à 147). G. N.

la cavité épendymaire (corne occipitale du ventricule), puis par la présence d'un ensemble de sillons tant sur la face externe (*lunatus*, occipital supérieur par exemple) que sur la face interne (rétrocalcarine).

En résumé, le cerveau, tant qu'il reste peu développé, est allongé et bas, mais, quand il augmente de volume, il tend de

plus en plus à la forme subsphérique, qui s'acquiert principalement par les processus sus-indiqués.

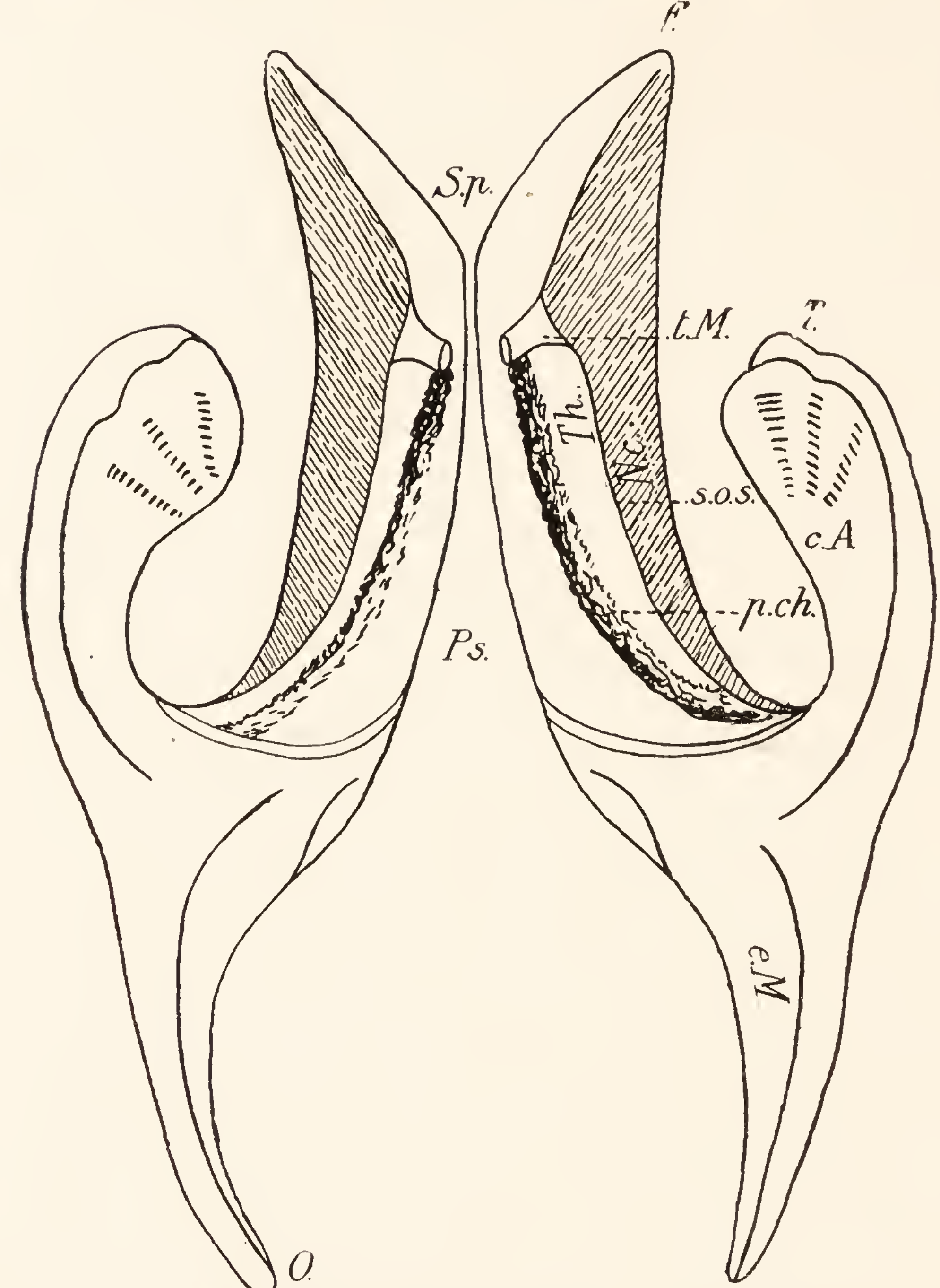


Fig. 37. — Moulage métallique des ventricules télencéphaliques (face ventrale) de l'Homme. — S. *p.*, *septum pellucidum* (+ *area parolfactoria* et région antérieure du neopallium mésial) ; P*s.*, *psalterium* ; *c.* A., corne d'Ammon (saillie intraventriculaire de la *fissura hippocampi*) ; *e.* M., ergot de Morand (saillie intraventriculaire de la rétrocalcarine) ; *s. o. s.*, sillon opto-strié ; *t.* M., trou de Monro ; N. *c.*, noyau caudé (en hachures interrompues) ; T*h.*, Thalamus (se reporter à ce propos à la légende de la figure 36) ; *p. ch.*, plexus choroïdes ; F., extrémité frontale ; T., extrémité temporale ; O., extrémité occipitale. G. N.

IV. — Les cavités du télencéphale.

De même que les hémisphères cérébraux ne sont que des expansions du diencéphale, les cavités télencéphaliques, qu'on appelle aussi ventricules latéraux, ne sont que des diverticules du ventricule du diencéphale ou cerveau intermédiaire. Elles communiquent avec ce dernier par les trous de Monro, mais chacune d'elles est sans communication directe avec son homologue de l'autre côté.

Chaque cavité télencéphalique a essentiellement la forme

d'un canal annulaire interrompu en avant et s'enroulant autour du ganglion opto-strié.

En raison de son interruption, on peut donc distinguer à chaque ventricule latéral deux cornes ou extrémités, une corne frontale et une corne temporale ; celle-ci s'allonge à mesure que, le télencéphale se rapprochant de la forme subsphérique, le lobe temporal s'accentue ; de même, chez les Primates, on voit apparaître, en rapport avec la forme subsphérique

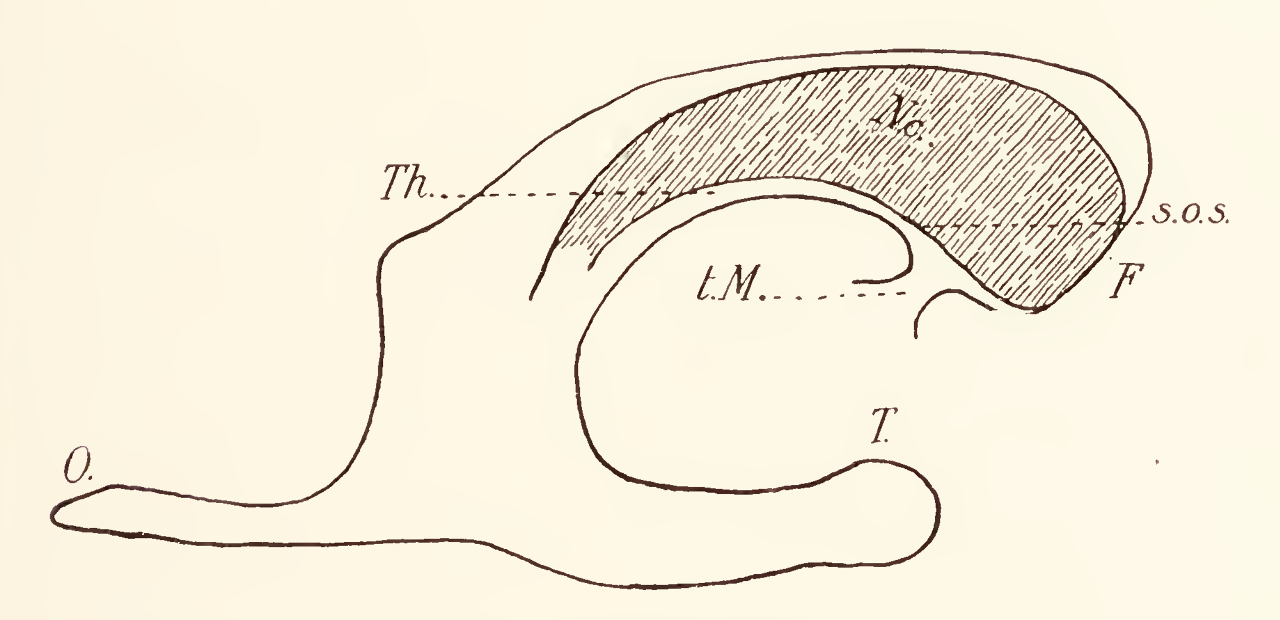


Fig. 38. — Moulage métallique du ventricule télencéphalique droit (face externe) de l'Homme. Pour la signification des lettres, voir les légendes des figures 36 et 37. G. N.

du cerveau et son expansion occipitale, un diverticule supplémentaire du ventricule latéral, qui n'existe pas chez les Mammifères à cerveaux allongés : c'est la corne occipitale (Voir fig. 37 et 38).

La forme des ventricules latéraux résulte donc rigoureusement de celle du télencéphale lui-même.

Notons encore que, chez tous les Mammifères à rhinencéphale bien développé, la cavité télencéphalique se prolonge jusqu'à l'intérieur du bulbe olfatif à travers son pédoncule (Voir fig. 36, 49 et 80); chez l'Homme et les Singes, animaux à rhinencéphale réduit, ce diverticule de la cavité télen-

céphalique n'existe qu'au cours du développement et se comble par la suite d'un tissu d'apparence gélatineuse (Voir fig. 37, 38 et 81).

Pour ce qui concerne les différentes parties télencéphaliques faisant saillie dans les ventricules, le mieux est de se rapporter aux figures 36, 37 et 38, qui deviendront plus compréhensibles lorsque les différentes parties du télencéphale auront été examinées individuellement.

CHAPITRE III

LE RHINENCÉPHALE (1)

I. — Généralités sur le rhinencéphale.

Le caractère régressif du rhinencéphale mammalien.

Beacoup d'auteurs admettent que, chez les Sélaciens, tout le cortex est rhinencéphalique. D'autres (2) distinguent cependant chez eux une ébauche de neopallium.

Chez les Dipnoïs, les Batraciens, les Reptiles, tous animaux

(1) Voir principalement sur la morphologie du rhinencéphale mammalien :
G. Elliot-Smith, The connection between the olfactory bulb and the hippocampus (*Anat. Anz.*, Bd. X, 1895).

Id., The morphology of the smell-centre (*Anat. Anz.*, Bd. XI, 1895).

Id., The fascia dentata (*Anat. Anz.*, Bd. XII, 1896).

Id., The tuberculum olfactorium (*Anat. Anz.*, Bd. XXXIV, 1909).

Id., Notes on the olfactory centre (*Proceed. Linn. Soc. of London*, 1898, et *Proceed. of the intercolonial medical Congress of Australasia*, 1897).

Id., On the so called : « gyrus hippocampi » (*Journ. of Anat. and Physiol.*, vol. XXXVII, 1903).

Id., The morphology of the indusium and striae Lancisii (*Anat. Anz.*, 1897).

Id., The Arris and Gale Lectures on some problems relating to the evolution of the Brain (*The Lancet*, I, 15 et 22 janvier 1910).

L. Edinger, Der Lobus parolfactorius (Tuberculum olfactorium; Lobus olf. post.) (*Anat. Anz.*, Bd. XXXVIII, 1911).

G. Retzius, Zur aüsseren Morphologie des Riechhirns der Säugethiere und des Menschen (*Biol. Untersuchungen*, VIII, Stockholm, 1898).

Id., Zur Morphologie der Fascia dentata und ihrer Umgebungen (*Biol. Untersuchungen*, VIII, Stockholm, 1898).

Mutel, Études morphologiques sur le rhinencéphale de l'Homme et des Mammifères, Nancy, 1923. Ce travail contient une bibliographie détaillée du rhinencéphale.

(2) Voir par exemple R. A. Dart, A contribution to the morphology of the Corpus striatum (*Journal of Anatomy*, octobre 1920).

qui, comme on l'a vu, possèdent par contre une ébauche de neopallium nette et indiscutable, le rhinencéphale constitue de beaucoup encore la plus grande partie du manteau télencéphalique.

Si, chez un Reptile, par exemple le *Chelone mydas* L., on sépare, suivant le plan sagittal, les deux hémisphères que

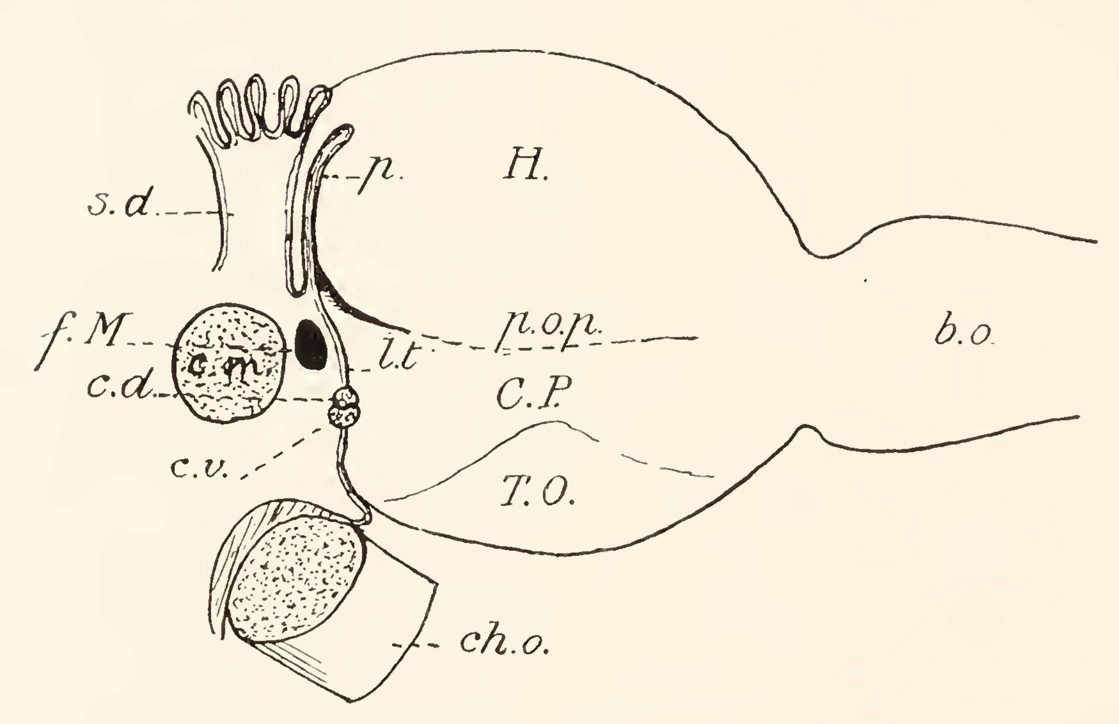


Fig. 39. — Face mésiale gauche du télencéphale du *Chelone mydas* L. — H., Hippocampe ; C. P., corps paraterminal ; T. O., tubercule olfactif ; *b. o.*, bulbe olfactif ; *p. o. p.*, *sulcus parolfactorius posterior* ; *l. t.*, *lamina terminalis* ; *p.*, paraphyse ; *s. d.*, sac dorsal ; *f.* M., trou de Monro ; *c. m.*, commissure molle ; *c. d.*, commissure dorsale ou hippocampienne ; *c. v.*, commissure ventrale ; *ch. o.*, *chiasma opticum*. (D'après G. Elliot-Smith.)

prolongent de volumineux bulbes olfactifs (voir fig. 39, *b. o.*), on aperçoit, en avant de la coupe de la *lamina terminalis* (*l. t.*) qui contient celle des deux commissures [commissure dorsale ou hippocampienne (*c. d.*) et commissure ventrale (*c. v.*)], une vaste région de l'écorce divisée à peu près longitudinalement en deux parties par un sillon peu marqué, précisément situé au-dessus de la coupe des commissures ; nous verrons que ce sillon correspond chez les Mammifères au *sulcus parolfactorius posterior* (*po. p.*) (*fissura prima* de His pour les embryologistes).

Le territoire (H), placé au-dessus de ce sillon, et s'étendant

en haut jusqu'au bord supérieur ou interne de l'hémisphère qu'il dépasse même largement, se rattache à ce que nous appellerons dans le cerveau mammalien la *pars limbica* du rhinencéphale, c'est-à-dire l'hippocampe, en dehors, et le *gyrus dentatus* en dedans. Ces deux parties sont même déjà différenciées chez certains Reptiles : au contact du *sulcus parolfactorius posterior* existe chez le *Pseudechis*, par exemple, d'après G. Elliot-Smith, une très mince bande bien visible, qui est un *gyrus dentatus*. Le territoire placé au-dessous du sillon *p. o. p.* est l'aire précommissurale, qui fait aussi partie du rhinencéphale. A sa base, cette aire précommissurale présente une surface vaguement renflée, c'est la face mésiale ou réfléchie du tubercule olfactif (T. O.). Le reste de l'aire précommissurale est une région ganglionnaire comparable à celle du corps strié, c'est le corps paraterminal (C. P).

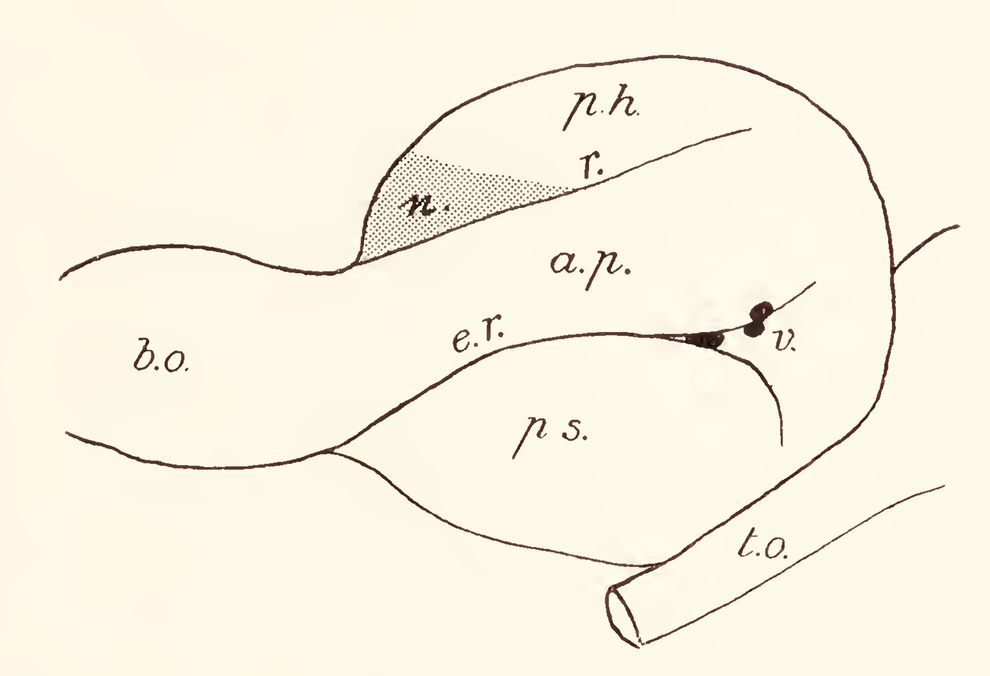


Fig. 40. — Face externe gauche du télencéphale du *Chelone mydas* L. — *ph.*, para-hippocampe ; *a. p.*, aire piriforme ; *ps.*, *palaeostriatum* ; *n.*, neopallium (en grisé) ; *b. o.*, bulbe olfactif ; *r.*, rhinale ; *e. r.*, endorhinale ; *v.*, vaisseaux striés ; *t. o.*, *tractus opticus*. (D'après G. Elliot-Smith.)

Toute la face mésiale de l'hémisphère est donc rhinencépha lique chez les Reptiles.

Sur la face externe de l'hémisphère du *Chelone mydas* L. (Voir fig. 40), on voit la structure caractéristique du cortex rhinencéphalique se prolonger bien au delà du bord supérieur ;

c'est le parahippocampe (*ph.*), formation d'interprétation difficile, mais qui paraît bien plutôt devoir se rattacher au rhinencéphale qu'à un véritable neopallium.

Cependant, dans la région antérieure du cerveau, on voit la structure rhinencéphalique cesser, et débuter une autre structure où il semble que l'on puisse reconnaître les traits caractéristiques de la structure néopalléale (*n.*) ; celle-ci

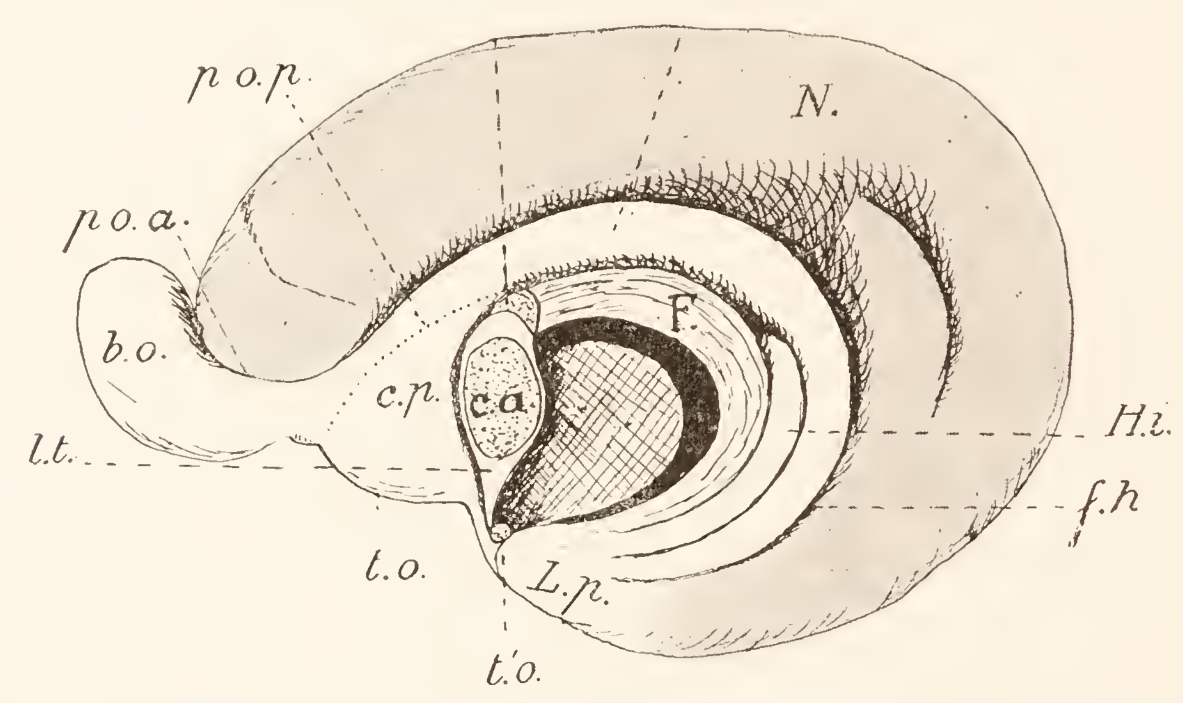


Fig. 41. — Face mésiale droite d'un cerveau d'hypermacrosmatique (*Phascolarctos*, Marsupial). — N., neopallium (en grisé) ; *f. h.*, *fissura hippocampi* bordant en dehors le *gyrus dentatus* ; H. *i.*, hippocampe inverti ; F., *fornix* ; *c. p.*, corps paraterminal ; *t. o.*, tubercule olfactif ; *b. o.*, bulbe olfactif ; *L. p.*, lobe piriforme ; *p. o. a.*, *sulcus parolfactorius anterior* ; *p. o. p.*, *sulcus parolfactorius posterior* ; *l. t.*, *lamina terminalis* ; *c. h.*, commissure dorsale ou hippocampienne ; *c. a.*, commissure antérieure ou ventrale ; *t'. o.*, *tractus opticus*. (Imitée de G. ELLIOT-SMITH.)

cependant cesse aussi bientôt et, alors, après une dépression qui correspond à la fissure rhinale des Mammifères (*r.*), on voit réapparaître une structure d'aspect rhinencéphalique ; on peut assimiler cette plage rhinencéphalique limitée en haut par la scissure rhinale (*r.*) au rhinencéphale basal des Mammifères (*area piriformis, a. p.*) ; elle est limitée en bas par une dépression qui correspond à la scissure endorhinale (*er.*). La surface sous-jacente à l'endorhinale répond à la basedu palaeostriatum (*ps.*) et est recouverte du cortex

du tubercule olfactif. Elle est donc encore rhinencéphalique.

En somme, le rhinencéphale occupe presque toute la surface de l'hémisphère cérébral chez les Reptiles, ne laissant occuper par le neopallium qu'un petit espace localisé sur la face externe et en avant (*n.*). L'anneau rhinencéphalique envahit en d'autres termes presque toute la surface du cerveau.

Nous allons voir qu'au contraire, chez tous les Mammifères,

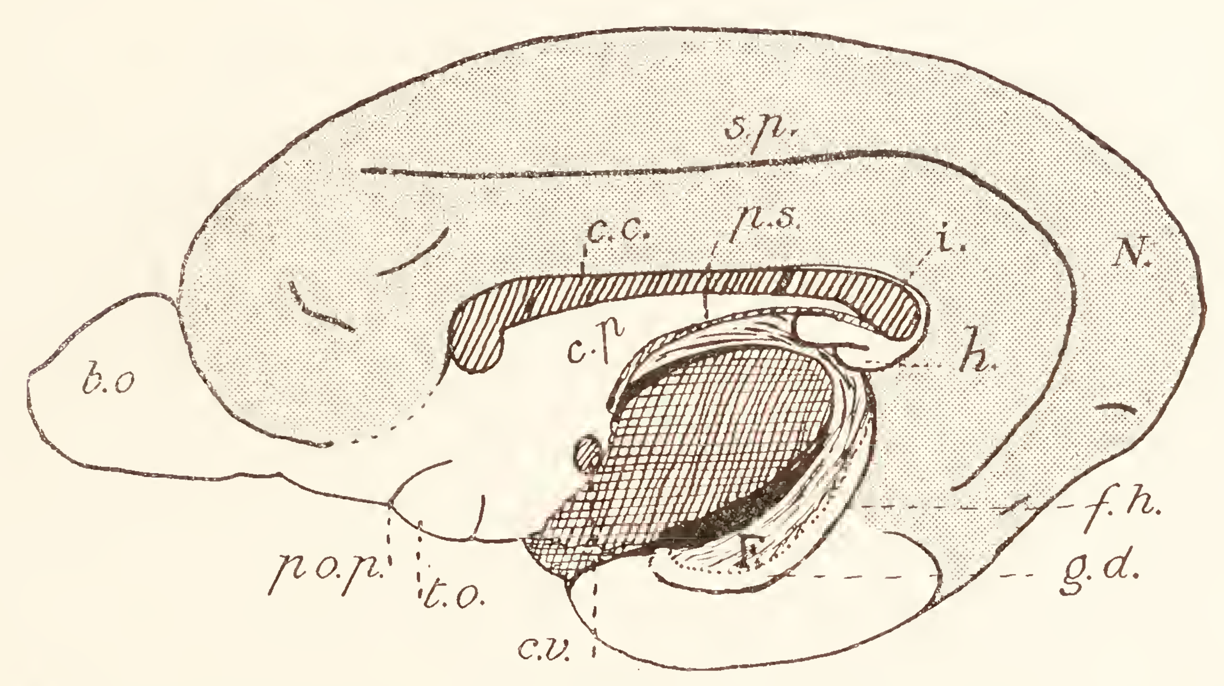


Fig. 42. — Face mésiale droite d'un cerveau de macrosmatique (*Arctitis bintu rong* Raffles, n° 1913-381 ♀). — N., neopallium (en grisé), avec *s. p.*, sillon splénial ; *b. o.*, bulbe olfactif ; *h.*, hippocampe ; *t. o.*, tubercule olfactif ; *c. v.*, commissure ventrale ; *f. h.*, *fissura hippocampi* ; *g. d.*, *gyrus dentatus* ; *c. c.*, corps calleux ; F, *fornix* ; *p.s.*, *psalterium* ; *c. p.*, corps paraterminal ; *po. p.*, *sulcus parolfactorius posterior* ; *i.*, indusium du corps calleux. G.N.×2.

le rhinencéphale est devenu beaucoup moins étendu : il n'atteint jamais, du côté mésial, la scissure interhémisphérique et dépasse rarement sur la face externe la limite de la moitié inférieure de l'hémisphère.

Dans tous les groupes mammaliens, c'est en effet un système atrophié. Notons pourtant qu'il est, chez les Marsupiaux, et aussi chez les Monotrèmes, beaucoup moins régressé que chez les Euthériens.

On distingue habituellement chez les Mammifères trois stades morphologiques idéaux de la régression rhinencépha-

lique. Sont appelés macrosomatiques ceux chez lesquels le rhinencéphale est bien développé, c'est le plus grand nombre des Mammifères euthériens (Carnassiers, Ongulés par exemple) (Voir fig. 42). Les Monotrèmes et les Marsupiaux peuvent même être dits hypermacrosmatiques (Voir fig. 41), en raison du développement plus grand encore de leur rhinen-

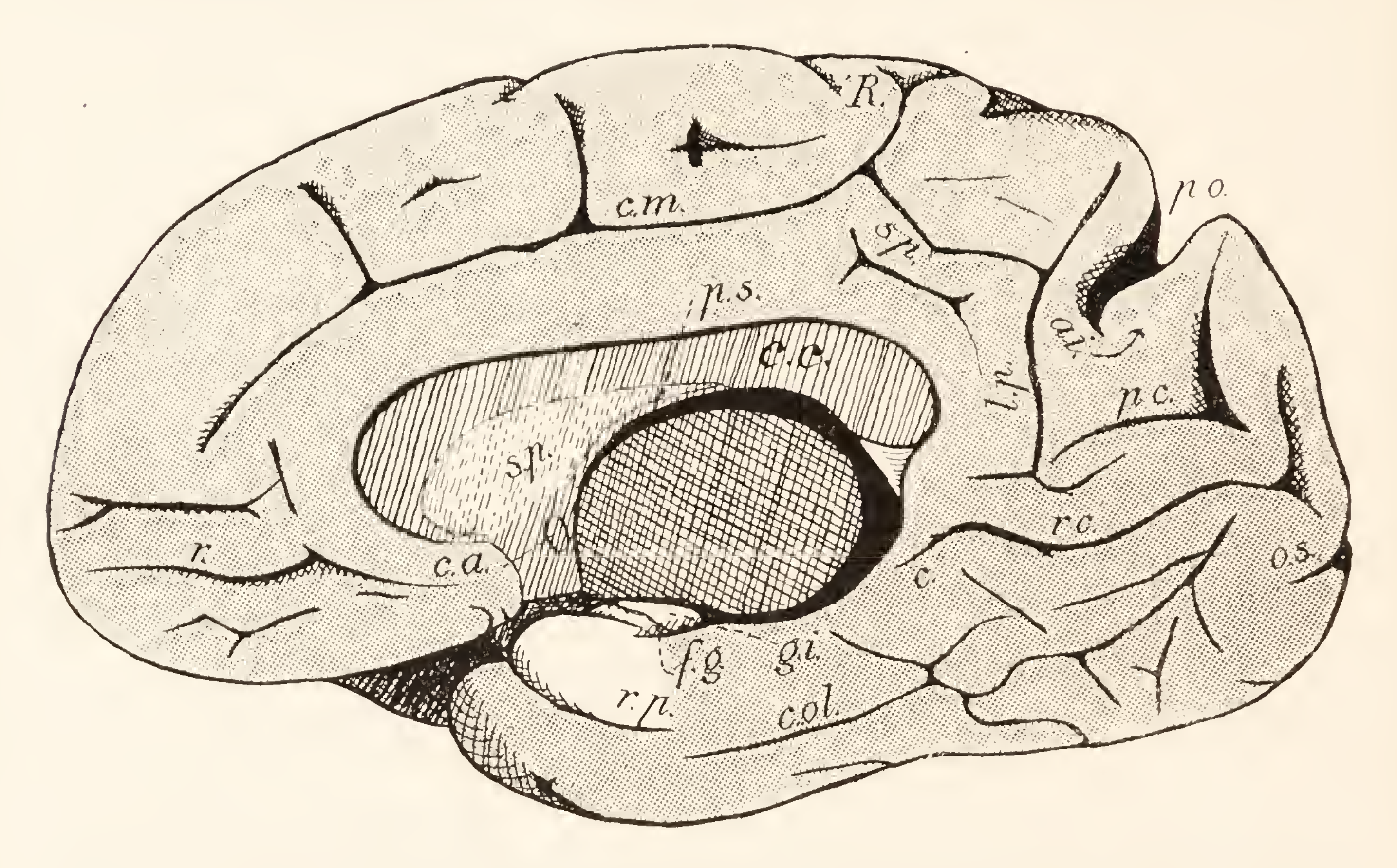


Fig. 43. — Face mésiale droite d'un cerveau de microsmatique (*Anthropopithecus tschego* Duv., n° 1913-99 ♀); le neopallium est en grisé. — *r. p.*, rhinale postérieure; *c.*, calcarine; *rc.*, retro-calcarine; *o. s.*, occipital supérieur; *col.*, collatéral; *pc.*, paracalcarine; *l. p.*, *limitans precunei*; *p. o.*, fissure pariéto-occipitale; *a.i.*, *arcus-intercuneatus*; *sp.*, *subparietalis*; R., extrémité supérieure du sillon de Rolando; *c. m.*, calloso-marginal; *r.*, rostral; *c. c.*, corps calleux; *s. p.*, *septum pellucidum*; *p.s.*, *psalterium*; *c. a.*, commissure antérieure ou ventrale; *g. i.*, *gyrus intralimbicus*; *f. g.*, *frenulum Giacominii*. G.N.

céphale, surtout de sa *pars limbica* dans ses régions antérieure ou précommissurale et moyenne ou supracommissurale. Certains Insectivores, certains Chiroptères, certains Édentés font à cet égard transition entre les Monotrèmes et les Marsupiaux d'une part, l'ensemble des Euthériens macrosmatiques d'autre part : chez le Hérisson (Voir fig. 100), le rhinencéphale est dans son ensemble beaucoup plus déve-

loppé sur la face externe que le neopallium; chez certaines Chauves-Souris de la famille des *Vespertilionidae* (*Miniopterus*, par exemple ; voir fig. 91), les régions antérieure et moyenne de la *pars limbica* du rhinencéphale sont presque aussi développées que chez les Marsupiaux.

Sont appelés microsmatiques ceux chez lesquels le rhinencéphale est réduit ; ce sont : les Pinnipèdes et, parmi les Cétacés, les Mysticètes, les *Physeteridae*, les *Ziphiidae* et les *Platanistidae*, en somme la grande généralité des Mammifères

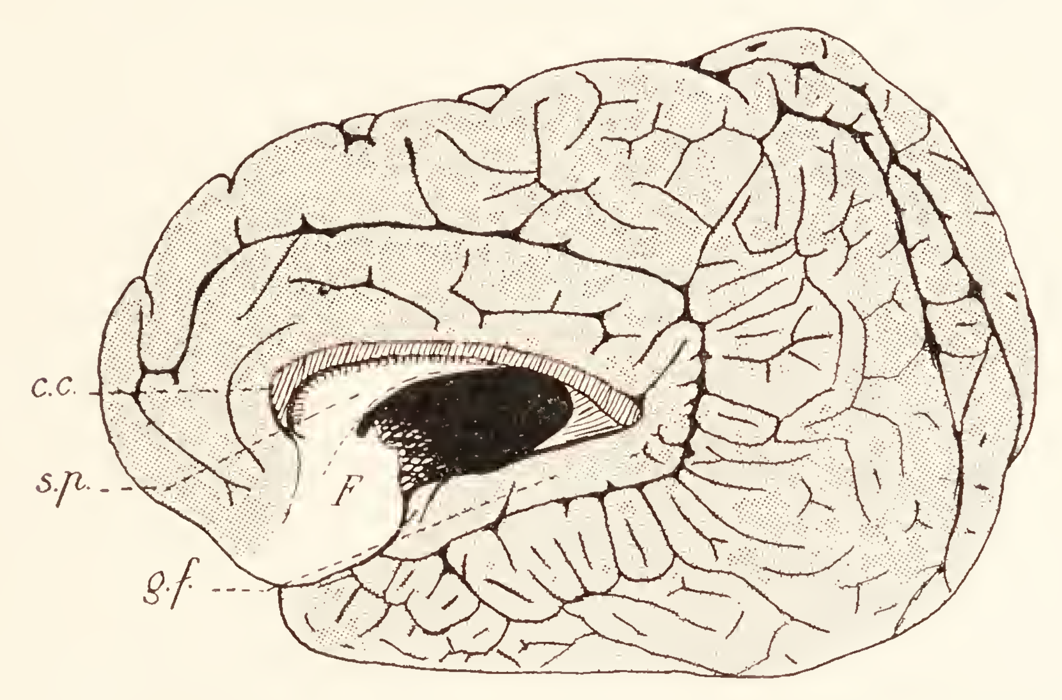


Fig. 44. — Face mésiale droite d'un cerveau d'anosmatique (*Delphinus delphis* L., n° 1924-26) ; le neopallium est en grisé. — *c. c.*, corps calleux ; *s. p.*, *septum pellucidum* ; *g. f.*, *gyrus fornicatus*. Les circonvolutions néopalléales n'ont été dessinées que d'une façon approximative. 1/2 de grandeur naturelle.

spécialisés dans le sens de la vie aquatique. Les Primates, dans leur ensemble nettement spécialisés au point de vue intellectuel (Voir fig. 43), sont des microsmatiques. L'Homme, qui est le plus microsmatique des Primates, ne l'est cependant pas autant que les Cétacés sus-énumérés.

Sont appelés anosmatiques enfin ceux chez lesquels la fonction olfactive a complètement disparu, le bulbe olfactif lui-même et par conséquent les nerfs olfactifs qui s'y rendent étant absents. Ce sont les Delphinidés (Voir fig. 44) parmi

les Cétacés (1). Mais, s'ils n'ont plus ni lobes ni nerfs olfactifs, les Delphinidés présentent néanmoins à la surface de leur télencéphale quelques-unes des dispositions morphologiques d'ensemble qui caractérisent ailleurs les parties rhinencéphaliques ; ceci prouve, soit dit en passant, que tout ce que l'on considère macroscopiquement comme se rapportant au rhinencéphale répond en même temps sans doute aussi à quelque autre fonction (2).

Notons, simplement pour mémoire, que, chez tous les Oiseaux,

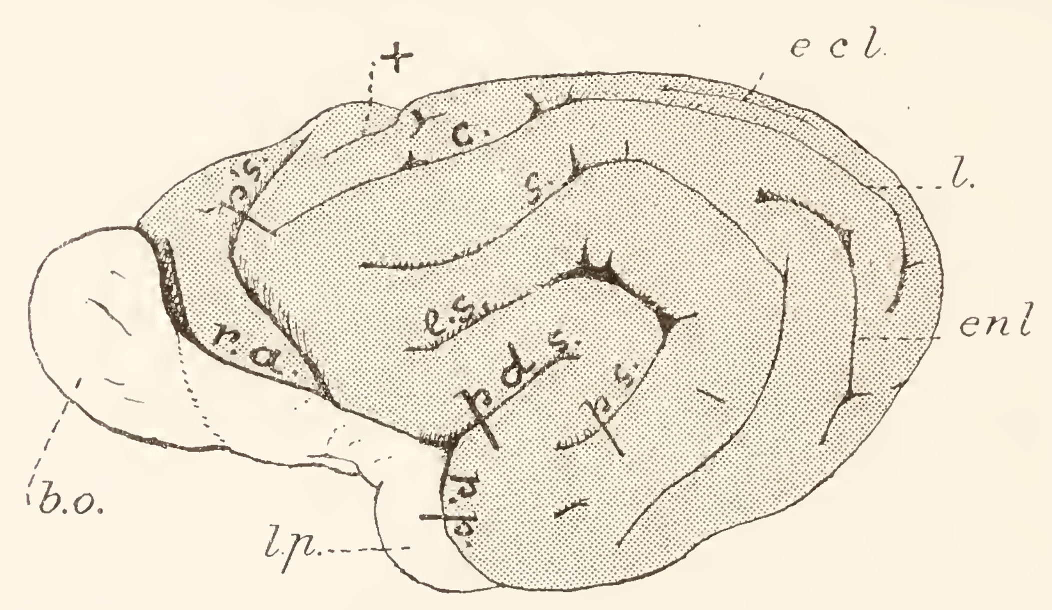


Fig. 45. — Face externe gauche du télencéphale chez un Chacal (*Canis aureus* L., n° 1920-74 ♀). — *b. o.*, bulbe olfactif ; *l. p.*, lobe piriforme ; *r. a.*, rhinale antérieure ; *r. p.*, rhinale postérieure ; *p's.*, presylvia ; *pds.*, pseudosylvia : *es.*, ectosylvia ; *ss.*, suprasylvia ; *c.*, coronal ; *l.*, latéral ; +, crucial ; *enl.*, entolatéral ; *ecl.*, ectolatéral. Le neopallium est en grisé. G. N.

le rhinencéphale a subi une très profonde régression qui paraît en rapport avec le très grand développement qu'ont pris les organes visuels.

II. — Le rhinencéphale des macrosmatiques.

Pour la description du rhinencéphale, j'envisagerai un Euthérien de type moyen, un Carnassier par exemple. L'Ours

(1) Edinger cependant signale la présence de vestiges microscopiques d'un appareil olfactif récepteur chez le *Phocaena* (L. Edinger, Vorlesungen über den Bau den nervösen zentralorgane, Bd. I, Leipzig, 1911).

(2) Voir au sujet du rhinencéphale des Cétacés : W. H. F. Addison, On the rhinencephalon of *Delphinus delphis* L. (*Journal of compar. Neurology*, vol. XXV, 1915).

blanc ou brun (*Thalassarctos maritimus* Desm. ou *Ursus arctos* L.) paraît être, pour cet objet, un animal de choix, en raison de la complexité de son écorce en rapport avec le grand volume de son cerveau. Aucun des détails utiles à connaître ne manque dans le rhinencéphale de cet animal.

Au cours de cette étude du rhinencéphale d'un Mammifère de type moyen, j'indiquerai d'ailleurs aussi les très remarquables particularités que cet appareil présente chez les hypermacrosmatiques, et plus particulièrement chez les Marsupiaux.

On peut reconnaître dans le rhinencéphale les deux parties suivantes :

1. *Pars basalis*, qui correspond à l'épaississement basal de l'anneau rhinencéphalique entourant le hile du cerveau;

2. *Pars limbica*, qui correspond à la partie de l'anneau non particulièrement épaissie.

α. — Pars basalis.

La face latérale externe du cerveau mammalien est inégalement divisée par un sillon longitudinal de formation extrêmement précoce en deux parties : l'une supérieure, toute constituée d'écorce grise et qui est le neopallium ; l'autre inférieure, généralement plus étroite, beaucoup moins plissée, recouverte en certains endroits d'écorce grise (cortex rhinencéphalique), mais présentant ailleurs ce que le neopallium ne montre jamais, des faisceaux de fibres blanches à découvert ; c'est la portion basale du rhinencéphale en continuité avec le bulbe olfacitf. Ce sillon limite du neopallium et du rhinencéphale sur la face externe de l'hémisphère est la *scissure rhinale.*

Au moins chez les Carnassiers, et généralement chez les

Mammifères qui atteignent une certaine taille et dont le cerveau est par conséquent volumineux, la scissure rhinale est, du fait de la flexion télencéphalique, qui est toujours d'autant plus accusée que le cerveau est plus gros et se rapproche davantage de la forme sphérique, laquelle est une conséquence de son accroissement de volume, franchement coudée en son milieu, présentant un angle à ouverture inférieure ; cet angle est aussi, en raison même de ce qu'il résulte de la flexion télencéphalique et la traduit, d'autant plus fermé que le cerveau est plus volumineux et, par conséquent, plus globuleux. C'est chez les Singes, l'Homme, et, surtout, les Cétacés, que l'angle de flexion télencéphalique devient le plus aigu ; chez les Carnassiers, il est très ouvert et, chez beaucoup d'Ongulés, il se rapproche de la valeur de deux angles droits. La présence de cette coudure de la scissure rhinale permet d'y reconnaître deux segments : la *rhinale antérieure*, la *rhinale postérieure*. En arrière de la rhinale postérieure, dont l'extrémité passe assez souvent sur la face interne ou mésiale de l'hémisphère,

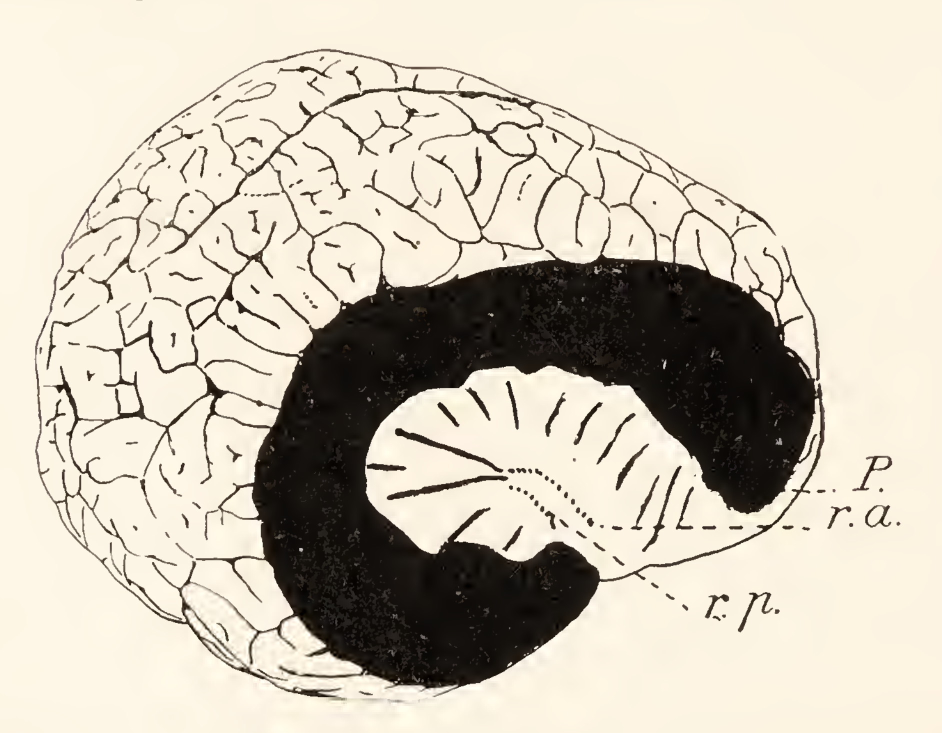


Fig. 46. — Face externe droite du télencéphale chez un Cétacé du groupe des Delphinidés (*Delphinus delphis* L., n° 1913-82 ♀) ; région operculisée du télencéphale mise à découvert (partie sectionnée indiquée en noir) ; si le territoire operculisé fait partie du neopallium, ce qui n'est pas certain (Voir p. 226 et fig. 120), la scissure rhinale est complètement effacée ; son trajet possible est indiqué par un trait pointillé. — *r. a.*, rhinale antérieure (?) ; *r. p.*, rhinale postérieure (?) ; P., présylvia. 1/3 de grandeur naturelle.

le rhinencéphale communique avec le neopallium par un large pli de passage (*pli neo-basal*).

Dans les cerveaux à flexion télencéphalique très accentuée, celui des Singes et de l'Homme (Voir p. 160) et peut-être aussi des Delphinidés (Voir p. 226), la partie moyenne de la scissure rhinale s'efface à l'âge adulte (Voir fig. 46 et 68 à la p. 259).

De même que son sillon limite, et en prenant comme point de repère l'angle de coudure de ce dernier, la *pars basalis* du

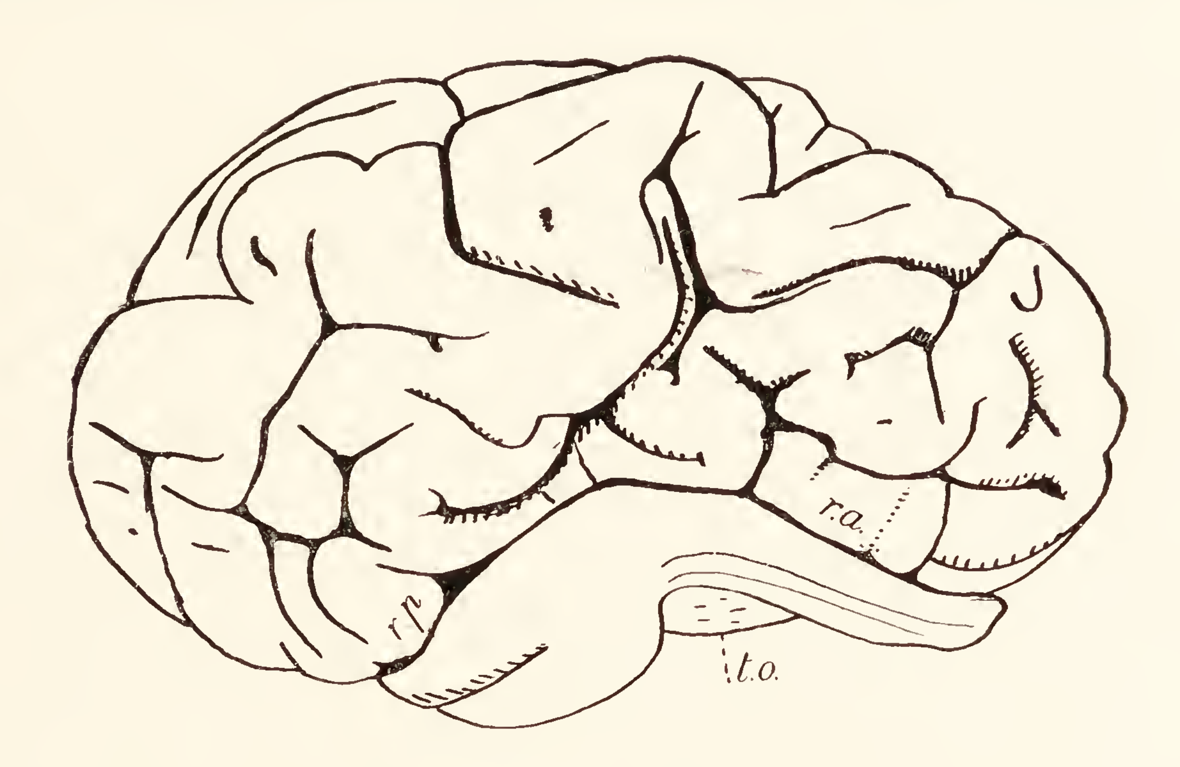


Fig. 47. — Face externe droite du télencéphale chez un *Bubalis boselaphus* Pallas (n° 1923-2432 ♀). — *r. a.*, rhinale antérieure ; *r. p.*, rhinale postérieure ; *t. o.*, tubercule olfactif. G.N.

rhinencéphale peut, elle-même, se diviser en deux parties antérieure et postérieure. En voici les principaux éléments constitutifs, dont j'ai indiqué, entre parenthèses, l'aspect structural superficiel (substance grise ou substance blanche) ; cet aspect se distingue macroscopiquement et d'une façon très nette si le liquide formolé fixateur où a été plongé le cerveau frais contenait, comme je l'ai dit (p. 17, note 2), un fragment de cuivre métallique (Voir fig. 48).

PARS ANTERIOR.

1° *Bulbus olfactorius* (substance grise).

2° *Tractus olfactorii.*
- α. *Lateralis* (substance blanche).
- β. *Medius* macroscopiquement indistinct du *gyrus* du même nom).
- γ. *Mesialis* ; recouvert par le gyrus du même nom.

3° *Gyri olfactorii*
- α. *Lateralis* (substance grise).
- β. *Medius* (substance grise).
- γ. *Mesialis* (substance grise).

←— *Fissura prima* de His (1) (*sulcus parolfactorius posterior*) —→.

4° *Locus perforatus anticus* avec *tuberculum olfactorium* (substance grise) et *bandelette diagonale de Broca* (substance grise).

←— ANGLE DE FLEXION TÉLENCÉPHALIQUE (coudure des rhinales ; *incisura olfactoria*) —→

PARS POSTERIOR.

5° *Lobus piriformis* (2) (substance grise).
- α. *Gyrus intermedius.*
- β. *Gyrus lunaris.*
- . *Gyrus ambiens* (*area piriformis*).
- δ. *Gyrus transversus areae piriformis* (dont la présence n'a été reconnue jusqu'ici que chez les Carnassiers).

PARS ANTERIOR.

1° *Bulbus olfactorius.* — Le bulbe olfactif où arrivent, à travers la lame criblée de l'ethmoïde, les nerfs olfactifs constitués par les axones des cellules olfactives incluses dans la muqueuse nasale, est une masse plus ou moins piriforme de substance grise. Il est toujours très volumineux chez les Carnassiers et, d'une façon générale, chez les macrosmatiques. Il y est aussi, comme également chez les macrosmatiques d'une façon générale, creusé d'une cavité communiquant à

(1) C'est de la *fissura prima* de His, appelée *prima* en raison de sa très grande précocité, que les embryologistes se servent pour diviser le rhinencéphale en deux parties, antérieure et postérieure. Mais, c'est là une division, pour précoce qu'elle soit, qui se prête mal à la description du rhinencéphale de l'adulte ; c'est pourquoi, sans songer à nier sa valeur, je n'ai pas voulu l'adopter ici.

(2) Dans beaucoup d'ouvrages, on voit le terme de lobe piriforme considéré comme synonyme de la *pars basalis* tout entière du rhinencéphale.

travers son pédoncule, c'est-à-dire l'ensemble des *tractus olfactorii* avec le ventricule latéral (ventricule olfactif) (Voir fig. 36 et 49). Nous verrons que, chez les Primates, où le bulbe olfactif est, comme chez tous les microsmatiques, de dimensions réduites, cette cavité n'existe, au moins chez les Singes et l'Homme, qu'au cours du développement.

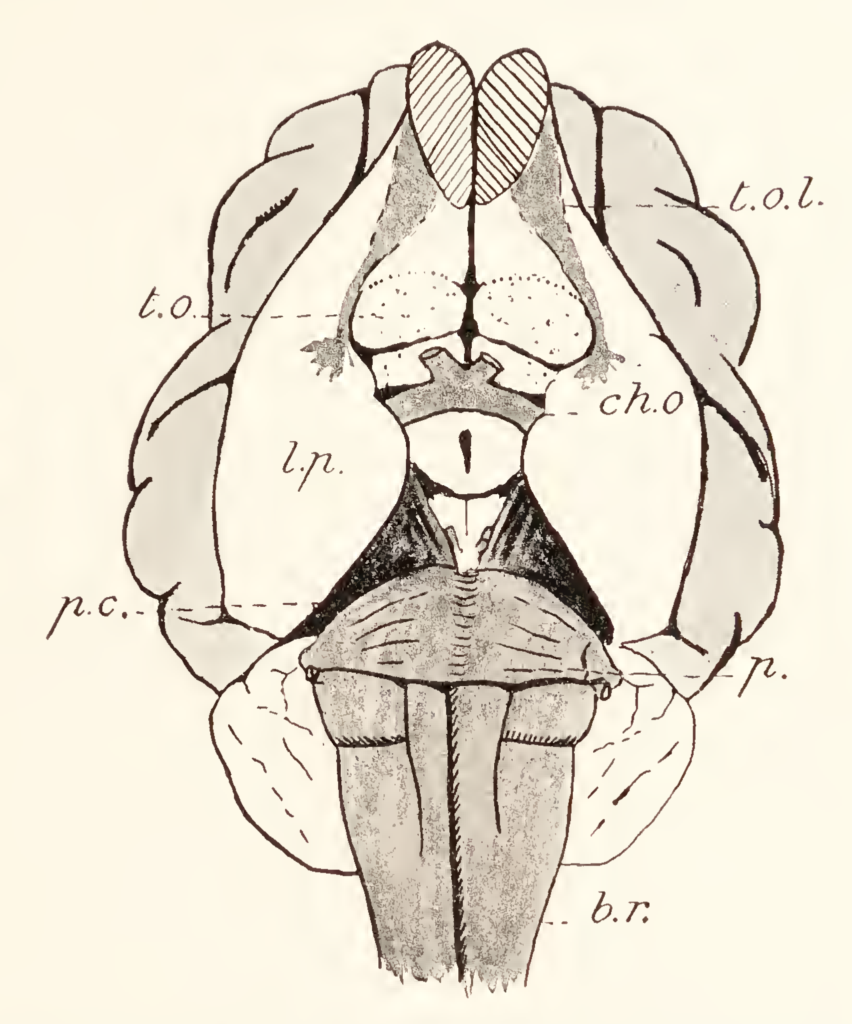


Fig. 48. — Face ventrale d'un encéphale de Chat (n° 1924-85 ♀) pour montrer, en noir, les faisceaux de fibres blanches superficiels colorés en vert par le cuivre (*tractus olfactorii laterales*, *tractus optici*, pédoncules cérébraux, pédoncules cérébelleux moyens, protubérance annulaire, bulbe rachidien); les autres parties sont donc recouvertes de substance grise; seul parmi les parties grises le neopallium a été représenté en grisé. — *t. o. l.*, *tractus olfactorius lateralis*; *t. o.*, tubercule olfactif; *ch. o.*, chiasma optique; *l. p.*, lobe piriforme; *p. c.*, pédoncule cérébral; *b. r.*, bulbe rachidien; *p.*, protubérance annulaire. G. N. × 1 1/2.

On a signalé chez certains Mammifères (Marsupiaux, Rongeurs, Mouton, Chat, Chien, etc.) la présence à la face dorsale du bulbe olfactif d'un petit amas bien délimité de substance grise, auquel on donne le nom de *bulbus olfactorius accessorius* et où se fait, comme l'a montré Mac Cotter (1), la terminaison du nerf voméro-nasal partant de l'organe de Jacobson (*tuberculum vomero-nasale*) (Voir fig. 50).

(1) R. E. Mac Cotter, The connection of the vomeronasal nerves with the accessory olfactory bulb in the Opossum and other Mammals (*Anat. Record.*, 1912). Il ne faut pas confondre avec le nerf voméro-nasal le *nervus terminalis* découvert par Pinkus chez Protoptère et vu par Johnston chez de nombreux Mammifères. Formé de fibres non myléinisées sur le trajet desquelles sont de

2° *Tractus olfactorii.* — Du bulbe olfactif partent trois *tractus* de fibres, qui, avec les parties corticales qui les accompagnent (*gyri olfactorii*), constituent son pédoncule, ce dernier étant séparé du bulbe par un sillon que G. Retzius a appelé *sulcus limitans.* La direction du pédoncule fait toujours avec le grand axe du bulbe un angle obtus plus ou moins ouvert en dehors (Voir fig. 53).

Les *tractus* constitutifs du pédoncule sont les suivants :

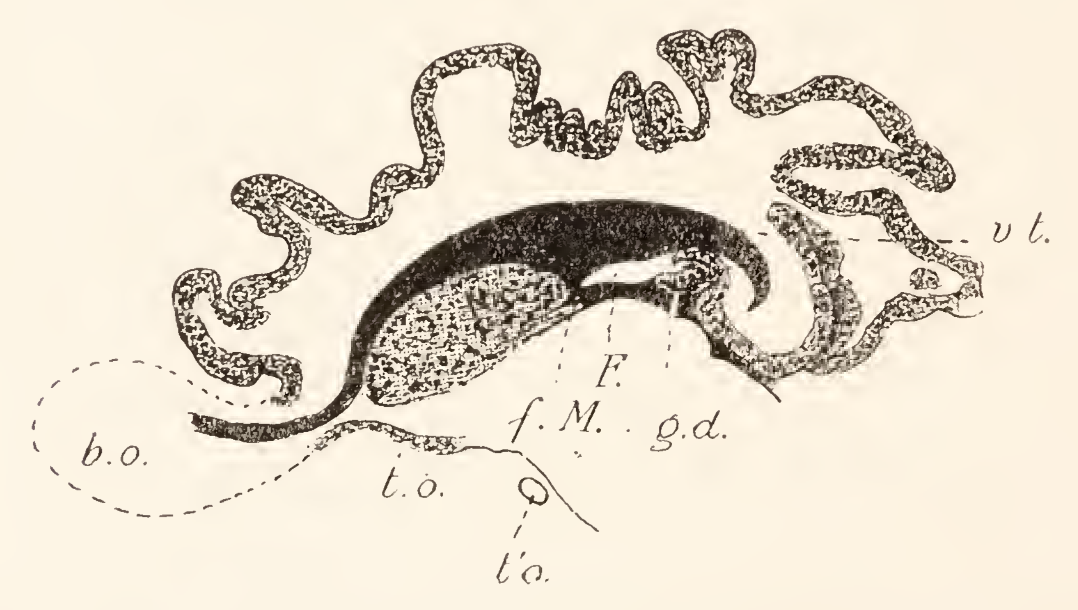


Fig. 49. — Coupe parasagittale d'un cerveau de *Bubalis boselaphus* Pallas (n° 1923-2432 ♀) pour montrer la continuité du ventricule télencéphalique (*v. t.*, en noir) et de la cavité du bulbe olfactif (*b. o.*) ; *t. o.*, tubercule olfactif avec son cortex; *f.* M., trou de Monro ; t'.o., *tractus opticus* ; F., *fornix* ; *g. d.*, *gyrus dentatus.* 3/4 de grandeur naturelle.

α. *Tractus olfactorius lateralis*, que surplombe et que suit le *gyrus* du même nom. A son extrémité postérieure, on voit le *tractus olfactorius lateralis* contourner le *locus perforatus anticus*, s'incurver en dedans et finir à l'extrémité antéro-interne du lobe piriforme. Il est toujours nettement individualisé et distinct, étroit, surtout en arrière, et, souvent séparé du *gyrus* qui le surplombe par un sillon bien visible; en dedans, ou si l'on préfère en bas, il est limité par un sillon constant et très marqué, la *scissure endorhinale* (Voir fig. 51).

β. *Tractus olfactorius medius*, qui est le plus volumineux,

petits ganglions, il relie la muqueuse nasale à la base des *tractus olfactorii*; on ignore sa signification.

le plus large des trois. Ses fibres constitutives se rendent directement à la région du *tuberculum olfactorium*, quelques-unes seulement d'entre elles se terminant, d'après Edinger, dans ce tubercule, les autres, c'est-à-dire la plupart, en dépassant la région. Il prend principalement son origine à la face dorsale du bulbe, alors que les deux autres *tractus* naissent plutôt de sa face ventrale ; il se montre généralement constitué de deux faisceaux s'abordant suivant un angle très aigu ouvert en avant; de ces deux faisceaux, l'un se dirige légèrement en dedans, l'autre légèrement en dehors.

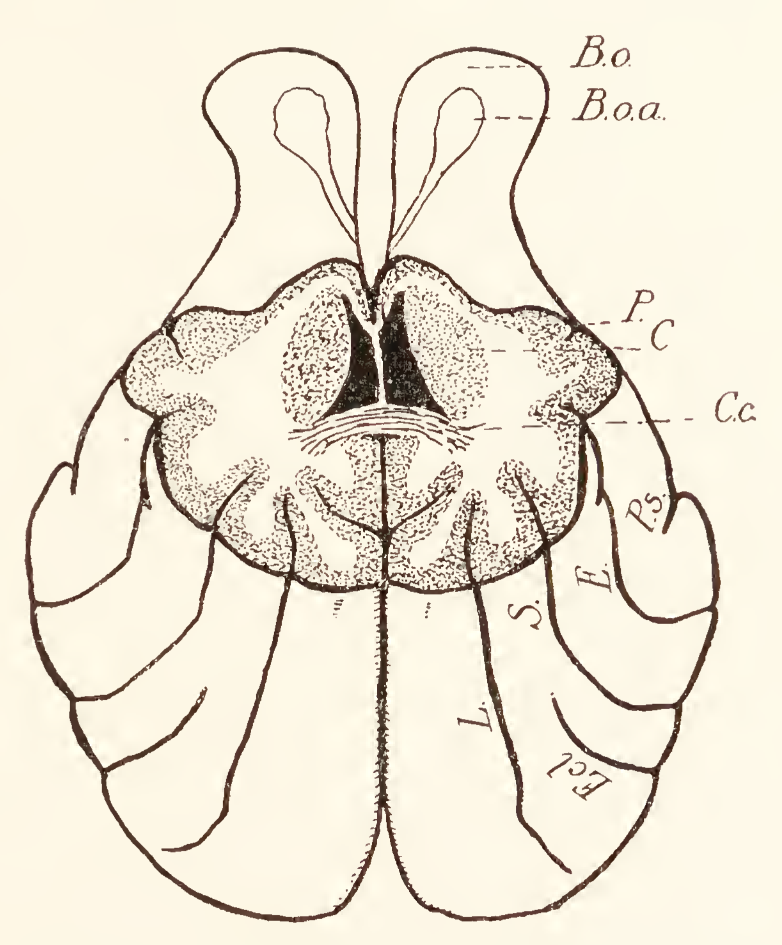


Fig. 50. — Les bulbes olfactifs accessoires chez le Renard [*Canis* (*Vulpes*) *alopex* L., n° 1925-44 ♂]. La partie antérieure du télencéphale a été sectionnée obliquement pour les dégager. — *B. o.*, bulbe olfactif ; B. *o. a.*, bulbe olfactif accessoire ; *C.*, noyau caudé ; C. *c.*, corps calleux ; P., *presylvia* ; Ps., *pseudosylvia* ; E., *ectosylvia* ; S., *suprasylvia* ; *Ecl.*, ectolatéral ; L., latéral. G. N.

γ. *Tractus olfactorius mesialis*, qui est le plus réduit des trois. Il ne se distingue pas macroscopiquement du *gyrus* du même nom, très réduit aussi, qui l'accompagne et le recouvre et avec lequel il passe bientôt sur la face mésiale de l'hémisphère, en avant du *tuberculum olfactorium*. A la marge de l'hémisphère, il est séparé du neopallium par le *sulcus parolfactorius anterior*, qui n'est autre chose, comme nous le verrons, que l'extrémité antérieure de la *fissura hippocampi*, en même temps que la continuation de la rhinale antérieure sur la face externe (*fissura serotina* des

embryologistes), et, du *tuberculum olfactorium* par le *sulcus parolfactorius posterior* (*fissura prima* de His) qui, en raison

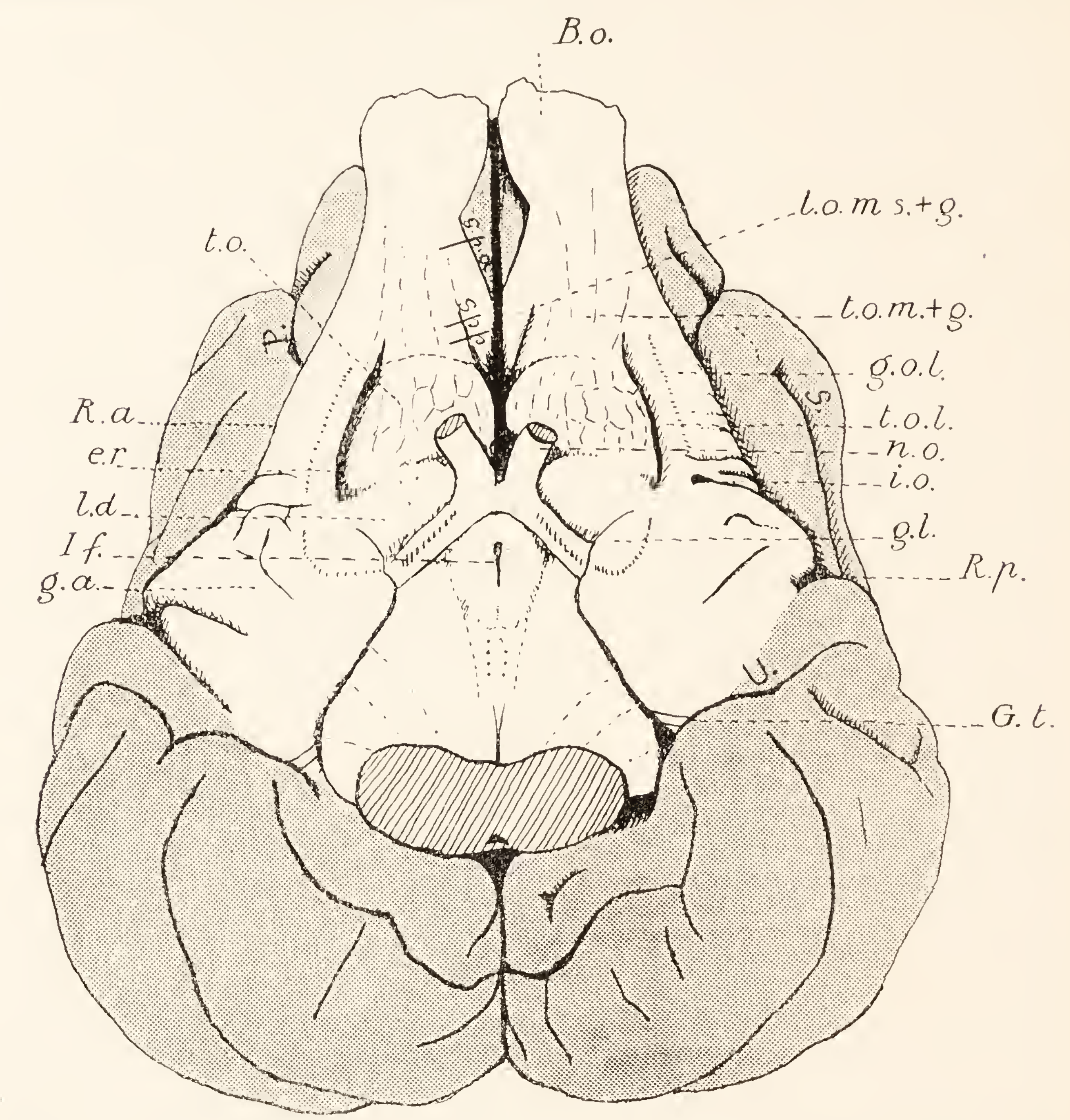


Fig. 51. — Face ventrale d'un cerveau d'Ours (*Ursus arctos* L., n° 1911-216 ♂). — B. *o.*, bulbe olfactif ; *s. p. a.*, *sulcus parolfactorius anterior* ; *s. p. p*, *sulcus parolfactorius posterior* ; *t. o. l.*, *tractus olfactorius lateralis* ; *g. o. l.*, *gyrus olfactorius lateralis* ; *t. o. ms.* + *g.*, *tractus* et *gyrus olfactorii mesiales* ; *t. o. m.* + *g.*, *tractus* et *gyrus olfactorii medii* ; *t. o.*, *tuberculum olfactorium* : R. *a.*, rhinale antérieure ; R. *p.*, rhinale postérieure ; *e. r.*, endorhinale ; *i. o.*, *incisura olfactoria* ; *l. d.*, *lemniscus diagonalis* ; *g. l.*, *gyrus lunaris* : *g. a.*, *gyrus ambiens* ; G. *t.*, *gyrus transversus areae piriformis* ; P., *presylvia* : S., *suprasylvia* ; U., *sulcus ursinus* ; *n. o.*, nerf optique ; I*f.*, infundibulum. Le neopallium est en grisé. G. N.

de sa précocité, a une très grande importance au point de vue de l'embryologie, importance qu'il n'a pas au point de vue de l'anatomie comparée (Voir fig. 51).

3° *Gyri olfactorii.* — α. *Gyrus olfactorius lateralis.* C'est une bande de substance grise située entre la scissure rhinale antérieure et le *tractus olfactorius lateralis*, dont elle est séparée par une dépression longitudinale qui n'est nettement indiquée, parmi les Carnassiers, que chez ceux qui ont un cerveau volumineux et à laquelle on n'a pas donné de nom (Voir fig. 51).

Chez les Ours, en raison de leur grande taille qui leur procure un cerveau volumineux et très plissé, le *gyrus olfactorius lateralis* présente un ensemble de sillons non pas exactement transversaux, mais bien plutôt légèrement obliques d'arrière en avant et de bas en haut, au moins dans la région antérieure (Voir fig. 51 et 120); le plus postérieur de ces sillons, qui est à peu près vertical, est l'*incisura olfactoria*, de formation très précoce, comme on peut parfois s'en rendre compte sur un cerveau d'Ours nouveau-né, mais qui n'existe chez les Primates, comme nous le verrons, qu'à l'état fœtal, pour disparaître à l'âge adulte. Cette *incisura olfactoria* est importante, car elle coïncide à peu près exactement avec l'angle de coudure des rhinales, étant, comme elle, une conséquence de la flexion télencéphalique ; au niveau de la flexion télencéphalique, se trouve tout à la fois le point de coudure des rhinales, l'*incisura olfactoria* et, sur le neopallium, la *pseudosylvia*.

β. *Gyrus olfactorius medius.* — C'est la substance grise qui accompagne et recouvre le *tractus olfactorius medius*.

γ. *Gyrus olfactorius mesialis.* — Recouvrant le *tractus* du même nom, le *gyrus olfactorius mesialis* passe sur la face interne de l'hémisphère, où on le voit se diriger vers le bec du corps calleux, constituant l'*area parolfactoria* séparée en avant, comme je l'ai dit, du neopallium par le *sulcus parolfactorius anterior* (extrémité antérieure de la *fissura hippocampi*) et en arrière du *tuberculum olfactorium*, puis du *gyrus subcallosus*, autre dépendance du rhinencé-

phale, par le *sulcus parolfactorius posterior* (Voir fig. 66).

4° *Locus perforatus anticus; Tuberculum olfactorium; Lemniscus diagonalis Brocae.* — L'espace perforé antérieur (*locus perforatus anticus* de Vicq d'Azyr) est une surface de substance grise vaguement quadrilatère, limitée en avant par le *tractus olfactorius lateralis* en dehors et le *tractus olfactorius mesialis* indistinct du *gyrus* du même nom en dedans et où débouche largement le *tractus olfactorius medius*. Il est limité en arrière par la racine du nerf optique (*tractus opticus*, bandelette optique). Il doit son nom aux nombreux orifices vasculaires qu'il porte et dont ceux qui sont les plus externes situés dans l'angle de la scissure endorhinale, au niveau de la coudure du *tractus olfactorius lateralis*, sont généralement de beaucoup les plus marqués; ces derniers orifices correspondent à ceux par lesquels passent, chez les Reptiles aussi bien que chez les Mammifères, l'artère striée latérale (1) (Voir fig. 227, 229 et 233), qui joue, comme nous le verrons, à propos du corps strié, un rôle morphologique important.

Chez les macrosmatiques, la partie antérieure du *locus perforatus anticus* est occupée par le tubercule olfactif atrophié chez les microsmatiques; ce tubercule est, chez les Ours, de même que chez le Lion et le Tigre, ainsi que chez les gros Ongulés, très volumineux et parsemé de petites saillies plus ou moins disposées en quinconce (Voir fig. 51 et 53), dont on ne note pas la présence chez d'autres Carnassiers de plus petite taille qui ont au contraire le tubercule olfactif lisse. En leur qualité de microsmatiques, les Primates ont un tubercule olfactif très réduit; mais, chez les Delphinidés anosmatiques, on voit pourtant une saillie et qui est très accusée et très étendue correspondre au tubercule olfactif (Voir

(1) C'est l'artère striée latérale que Charcot appelle chez l'Homme l'artère de l'hémorragie cérébrale.

fig. 52); elle ne présente cependant pas, comme le tubercule olfactif des macrosmatiques, un cortex qui lui soit propre. On l'appelle quelquefois le *lobule désert*. La présence d'un tubercule olfactif bien apparent chez les Cétacés anosmatiques a fait penser à EDINGER que le rôle olfactif de ce tubercule n'était qu'accessoire, la plupart des fibres du *tractus olfactorius medius* en dépassant la région; le tubercule olfactif que l'on devrait plutôt appeler *tuberculum parolfactorium* serait surtout alors un lieu de rendez-vous de fibres provenant du trijumeau. La question, d'ailleurs, n'est pas encore tranchée.

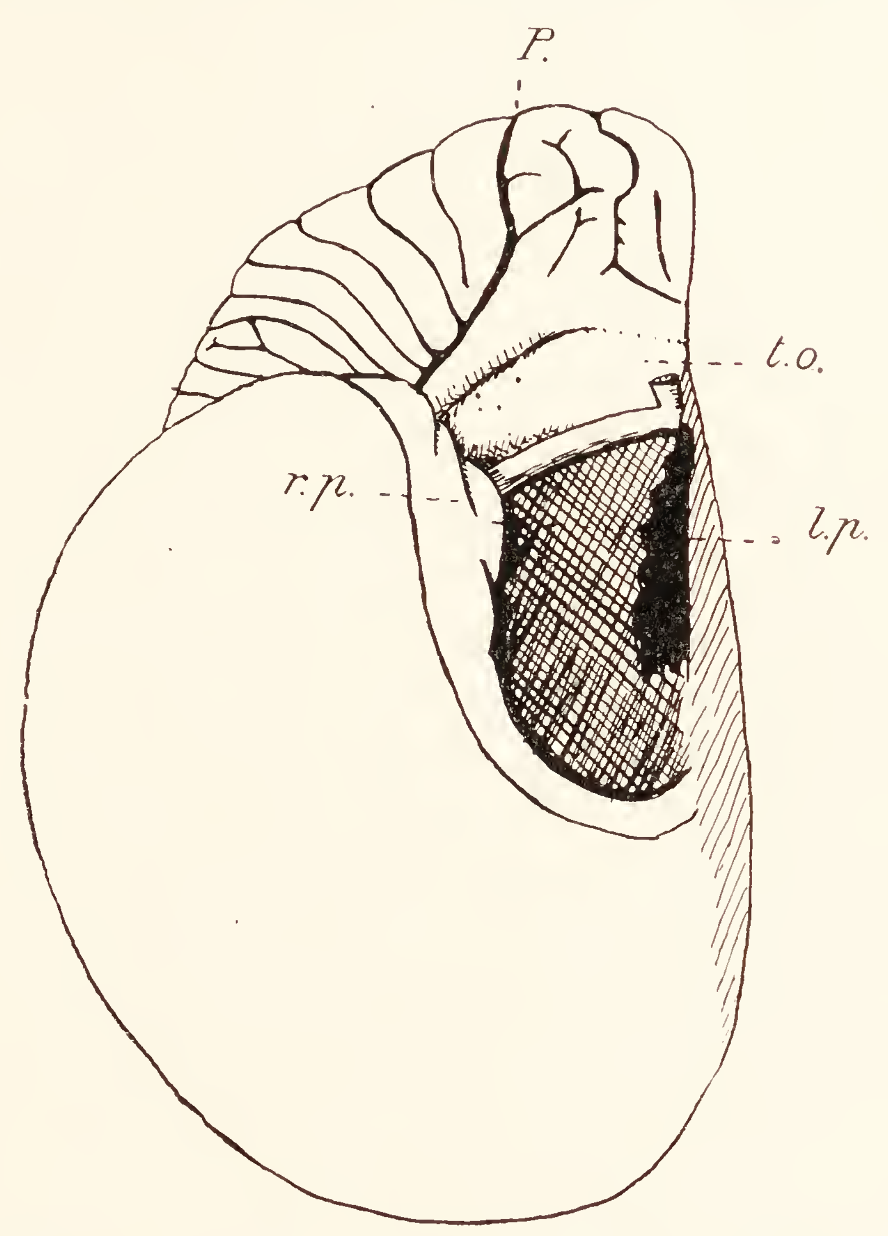


Fig. 52. — Face ventrale de la partie antérieure de l'hémisphère droit chez un *Delphinus delphis* L. — P., *presylvia* ; *t. o.*, tubercule olfactif (lobule désert) ; *l. p.*, lobe piriforme ; *r. p.*, rhinale postérieure.

Le tubercule olfactif présente toujours, chez les Mammifères, comme chez les Reptiles, une surface réfléchie sur la face interne de l'hémisphère. Cette surface réfléchie est de forme triangulaire, située en arrière du *gyrus* et du *tractus olfactorii mesiales*, le sillon qui sépare ces deux formations étant, comme il a été dit, le *sulcus parolfactorius posterior* (Voir fig. 41 et 42).

Le tubercule olfactif correspond à la saillie que fait, à la surface télencéphalique, l'extrémité antérieure du noyau caudé, mais est cependant recouvert, sauf, comme on l'a vu, chez les Cétacés anosmatiques, d'une lame de substance grise corticale qui lui est propre.

En arrière, l'espace perforé antérieur est traversé obliquement par la bandelette de Broca (*lemniscus diagonalis Brocae*), qui, assez peu distincte chez les Carnassiers en général, beaucoup plus nette au contraire chez les Ongulés (Voir fig. 53), paraît en occuper en arrière, chez les Ours, à peu près toute la surface (voir fig. 51). Partant de l'extrémité antérieure du lobe piriforme, la bandelette de Broca passe sur la face interne de l'hémisphère, en arrière du tubercule olfactif. Comme le *gyrus* et le *tractus olfactorii mesiales*, la bandelette de Broca, dont l'aspect superficiel est également gris, les fibres blanches étant situées en profondeur, se dirige vers le bec du corps calleux, longeant la *lamina terminalis*, à laquelle elle est accolée en arrière et contiguë en avant au *tuberculum olfactorium* et à l'*area parolfactoria*. Sur cette face interne de l'hémisphère, elle prend le nom de *gyrus subcallosus* que lui a donné G. Retzius.

Pars posterior.

5° *Lobus piriformis*. — Le lobe piriforme fait suite au *gyrus olfactorius lateralis*, dont il est séparé par l'*incisura olfactoria*. On peut lui distinguer trois parties, qui sont d'ailleurs de très inégale importance. Tout d'abord en avant, et au point où paraît se terminer le *tractus olfactorius lateralis*, affectant ainsi une situation quelque peu indépendante, est une petite saillie souvent assez mal distincte chez les Carnassiers et qui est le *gyrus intermedius* (*tuberculum tractus lateralis*).

En avant et en dedans du corps même du lobe piriforme est le *gyrus lunaris*, que limite en dehors le *sulcus lunaris* et qui correspond à la saillie que fait le noyau amygdalien. La masse du lobe piriforme est enfin constituée par ce que l'on appelle le *gyrus ambiens*, que l'on peut aussi appeler *area piriformis* ; on y distingue quelques sillons chez l'Ours, Carnassier à gros cerveau et par conséquent très plissé. Parmi ces sillons, il y en a, habituellement, deux plus ou moins parallèles à la rhinale postérieure (Voir fig. 51). Chez les Carnassiers qui, de plus petite taille, possèdent un cerveau moins volumineux, le lobe piriforme est lisse.

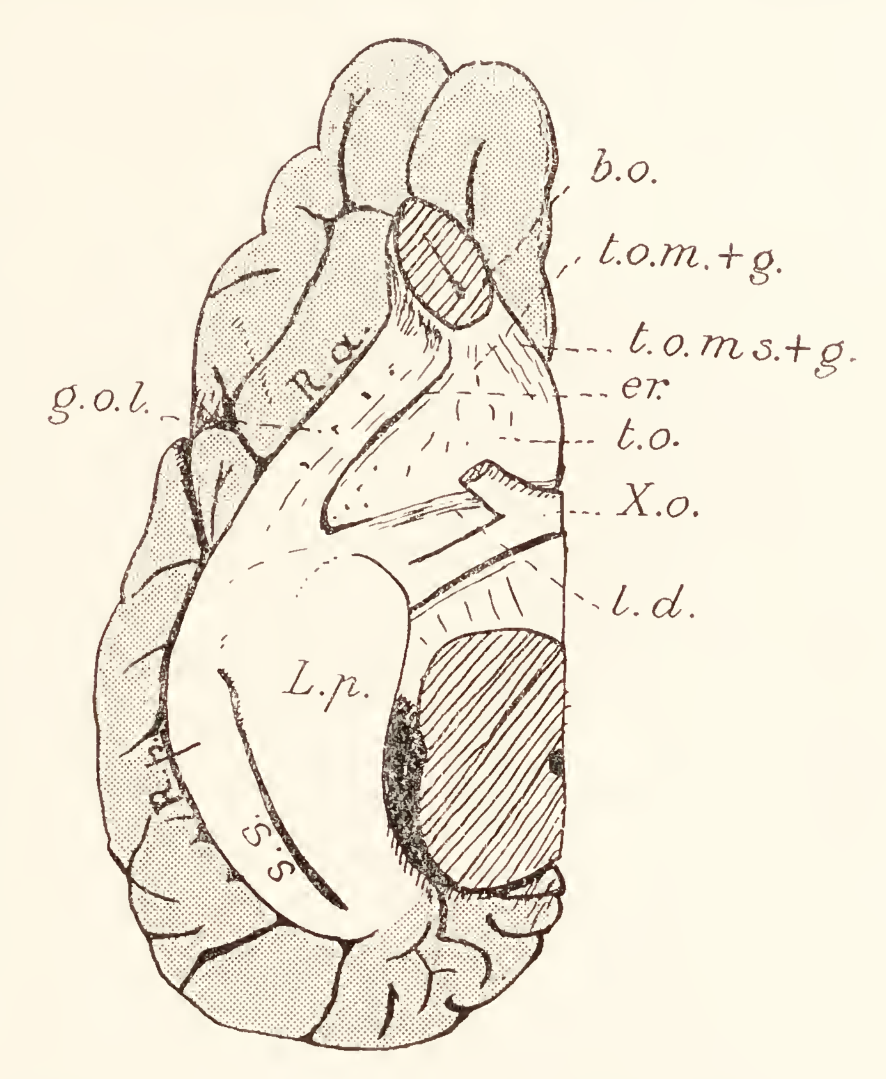


Fig. 53. — Face ventrale de l'hémisphère droit d'un *Bubalis boselaphus* Pallas (n° 1923-2432 ♀). — L. *p.*, lobe piriforme (*gyrus ambiens*) ; S. S., *sulcus sagittalis* ; X. *o.*, *chiasma opticum*. Pour la signification des autres lettres, voir la légende de la figure 51. Le neopallium est en grisé. 3/4 de grandeur naturelle.

Chez les grands Ruminants, il existe sur la face externe du lobe piriforme (*gyrus ambiens*) un long sillon (*sulcus sagittalis*) parallèle à la rhinale postérieure (Voir fig. 53) ; la partie du lobe piriforme située au-dessus de ce sillon est souvent désignée sous le nom de *gyrus sagittalis*. On reconnaît aussi un *sulcus sagittalis* chez certains Carnassiers, par exemple le Lion.

Le lobe piriforme communique en arrière avec le neo-

pallium, dont il a d'ailleurs à peu près la structure histologique, par le pli néobasal (Voir fig. 42 et 51). A sa face interne ou mésiale, et, en avant, commence, nous le verrons, le *gyrus dentatus*; de là, part aussi la *fimbria*; enfin, il est en connexion avec l'hippocampe.

Au lobe piriforme et plus spécialement à son *gyrus ambiens* (*area piriformis*) se rattache, chez les Carnassiers, une formation très particulière et dont F. Coupin et moi, qui l'avons décrite (1), n'avons observé la présence chez aucun autre type mammalien. G. Retzius (2), qui l'avait vue d'abord chez le Chien et lui avait donné le nom de *gyrus transversus hippocampi*, l'avait crue particulière à cette espèce. En réalité, elle



Fig. 54. — Face mésiale gauche d'un télencéphale d'Ours (*Ursus arctos* L. nº 1921-15 ♀). — *f.*, *fornix* (*fimbria*) ; *f. f. d.*, *fissura fimbrio-dentata* ; *g. i.*, *gyrus intralimbicus* ; *g. d.*, *gyrus dentatus* ; *g. l.*, *gyrus lunaris* ; *f. h.*, *fissura hippocampi* ; *a. p.*, *area piriformis* ; *g. t. a. p.*, *gyrus transversus areae piriformis*. 2/3 de grandeur naturelle.

(1) R. Anthony et F. Coupin, Sur une circonvolution rhinencéphalique particulière aux Carnassiers : le *gyrus transversus areae piriformis* (*C. R. Acad. des Sc.*, 13 octobre 1924); — Le *gyrus transversus areae piriformis* du cerveau des Carnassiers (*Journ. of Anatomy*, 1925).

(2) G. Retzius, Zur äusseren Morphologie des Riechhirnes der Saügethiere (*Biol. Unters.*, VII, 2, 46, 1898) ; — Zur Morphologie der Fascia dentata und ihrer Umgebungen [*Biol. Unters.*, VII, 3-5 (note), 1898].

existe dans l'ordre tout entier envisagé comme comprenant à la fois les Fissipèdes et les Pinnipèdes aussitôt que le cerveau atteint une taille suffisante pour être compatible avec un certain degré de gyrencéphalie. C'est chez l'Ours (Voir fig. 51, 54 et 56) et les grands Félins (Lion par exemple) que ce *gyrus*, que l'on doit en réalité, et en raison de sa situation, appeler *gyrus transversus areae piriformis* (1), paraît être à son maximum d'importance et de netteté. Il se présente ici sous l'aspect d'une petite circonvolution godronnée (2) qui part de l'extrémité antérieure du lobe piriforme à peu près au point où commence, comme nous le verrons, le *gyrus dentatus*, et se dirige vers le pli néobasal décrivant une courbe à concavité antéro-inférieure située dans la région où le rhinencéphale passe au neopallium. Cette petite circonvolution, dont plus loin j'indiquerai brièvement la structure, paraît devoir correspondre à l'association des sensations olfactives et gustatives qui jouerait un rôle prédominant dans le psychisme des Carnassiers.

La *pars basalis* du rhinencéphale est trop semblable, au moins dans ses grandes lignes, chez tous les Mammifères macrosmatiques, pour qu'il soit utile d'en dire autre chose que ce que j'en ai dit.

β. — Pars limbica.

La *pars limbica* du rhinencéphale disposée seulement sur a face interne de l'hémisphère et qui, comme je l'ai dit, entoure son hile à la manière d'un anneau, présente avec la *pars basalis* les connexions suivantes : en avant, elle est en

(1) Si G. Retzius l'a appelé *gyrus transversus hippocampi*, c'est parce que les classiques donnent à tort le nom de *gyrus hippocampi* à la partie terminale du *gyrus ambiens* et au territoire néopalléal (*gyrus fornicatus*) qui borde en dehors la fissure de l'hippocampe.

(2) Son aspect godronné s'atténue chez les formes de plus petite taille.

rapport avec le bulbe olfactif par l'intermédiaire du *tractus olfactorius mesialis* et de son *gyrus* et avec la partie tout antérieure du *gyrus ambiens* par l'intermédiaire de la bandelette de Broca : en arrière, c'est encore du lobe piriforme que l'anneau rhinencéphalique se détache à la marge du télencéphale.

La *pars limbica* du rhinencéphale est séparée (on peut le dire au moins sous les réserves qui seront faites à la page 151) du neopallium qui la borde en dehors par la *fissura hippocampi*. A son début antérieur, cette dernière prend le nom de *sulcus parolfactorius anterior*, dépression généralement assez effacée chez les Euthériens, limitant le *tractus* et le *gyrus olfactorii mesiales* des circonvolutions néopalléales ; le *sulcus parolfactorius anterior* n'est autre chose que la *fissura serotina* des embryologistes. Au niveau du bec du corps calleux, et tout le long de la voûte de ce dernier, qu'elle suit exactement en dehors, la fissure de l'hippocampe n'est pas visible chez la plupart des Euthériens, cachée qu'elle est tout au fond d'un complexe dont le bord supérieur est constitué par le *gyrus callosus*, partie du neopallium (Voir fig. 42). Mais, chez les Marsupiaux et les Monotrèmes, en raison d'un plus grand développement de la région supracommissurale de la *pars limbica* du rhinencéphale, la *fissura*

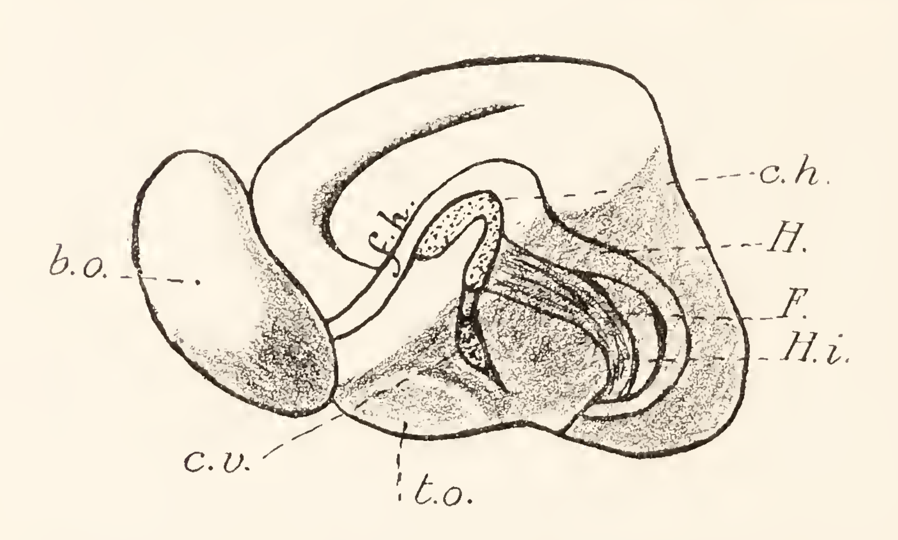


Fig. 55. — Face mésiale droite d'un cerveau de *Cabassus unicinctus* L. — *b. o.*, bulbe olfactif ; *t. o.*, tubercule olfactif ; H., hippocampe et *gyrus dentatus* ; H. *i.*, hippocampe inverti ; *c. h.*, commissure hippocampienne (corps calleux et psalterium) ; *c. v.*, commissure ventrale ; F., *fornix* ; *f. h.*, *fissura hippocampi*. G. N. × 1 1/2. (D'après G. Elliot-Smith.)

hippocampi est bien individualisée, visible extérieurement (Voir fig. 41) ; de même, chez certains Euthériens appartenant aux groupes des Chiroptères, des Insectivores, des Édentés (Voir fig. 55, 65 et 91), cette disposition se reproduit avec, il est vrai, une certaine atténuation. Arrivée au splénium du corps calleux, la *fissura hippocampi* se dirige, après avoir

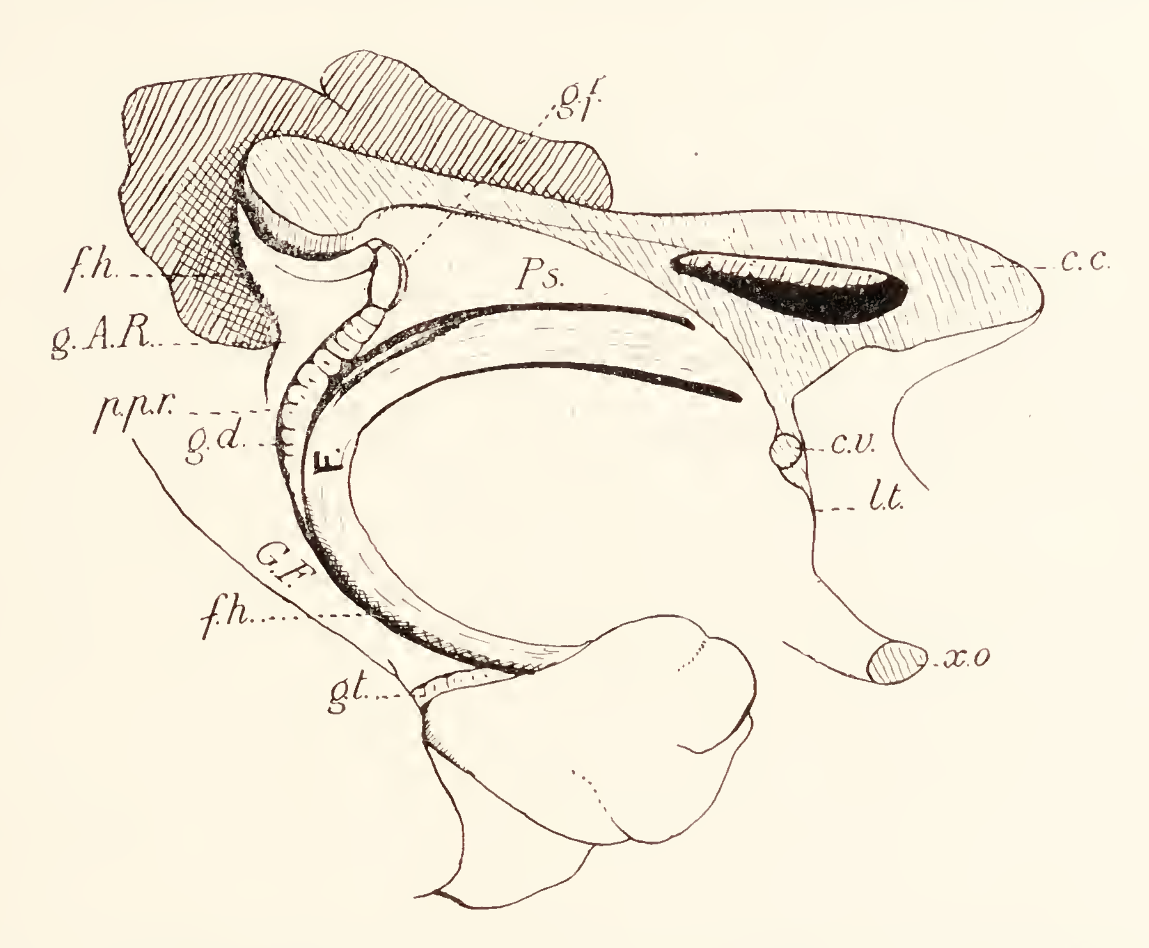


Fig. 56. — L'hippocampe et le *gyrus dentatus* au voisinage du splenium du corps calleux chez l'Ours blanc (*Thalassarctos maritimus* Desm., n° 1912-103 ♀). — *c. c.*, corps calleux ; *c. v.*, commissure ventrale ; *l. t.*, *lamina terminalis* ; *x. o.*, *chiasma opticum* ; F., *fornix* ; Ps. *psalterium* ; G. F., *gyrus fornicatus* ; *g. d.*, *gyrus dentatus* ; *g. f.*, *gyrus fasciolaris* ; *g.* A. R., *gyrus Andreae Retzii* ; *p. p. r.*, pli de passage rétrocalleux ; *f. h.*, *fissura hippocampi* ; *g. t.*, *gyrus transversus areae piriformis*. 1/5 de plus que la grandeur naturelle.

subi le plus souvent une interruption (pli de passage rétrocalleux qui fait communiquer à ce niveau rhinencéphale et neopallium), vers l'extrémité antérieure du lobe piriforme ; dans cette région rétrocommissurale, elle est toujours très profonde et très marquée (Voir fig. 56).

Cependant, et nous le verrons lorsque nous décrirons l'hippocampe, il n'est pas absolument exact de dire que la

fissura hippocampi soit la limite précise du rhinencéphale et du neopallium (Voir p. 149 à 154).

Rappelons, pour éviter toute erreur et aussi toute surprise (car les auteurs classiques même les plus récents en sont encore restés, pour la plupart, au moins en France, sur ce point, aux anciennes conceptions aujourd'hui périmées), que Broca, qui a eu le grand mérite d'apercevoir le premier la disposition caractéristique en anneau du rhinencéphale, a décrit ce dernier comme s'étendant beaucoup au delà des limites que nous venons de lui assigner. Sous le nom de lobe limbique, il y faisait entrer le *gyrus callosus* et le *gyrus fornicatus*, que l'on s'accorde maintenant à considérer, en dépit des quelques connexions qu'ils peuvent avoir avec le rhinencéphale, comme des parties indiscutables du neopallium, puisque les voies conductrices qui en partent ne passent pas par le *fornix*. Broca méconnaissait d'ailleurs le véritable rhinencéphale limbique, qui est situé en dedans de ce qu'il croyait le représenter.

Nous venons de préciser la limite de la *pars limbica* du rhinencéphale en dehors avec le neopallium ; il nous reste à indiquer quelle est sa limite en dedans. Cette question est en somme celle de la limite du télencéphale et du diencéphale que nous avons annoncé plus haut devoir traiter ici (Voir p. 95).

La limite du télencéphale et du diencéphale doit être fondamentalement le pourtour extérieur du trou de Monro. Mais, en raison de l'épaisseur même de la paroi, des modifications nombreuses et profondes qui se produisent dans les rapports des parties, le problème est loin d'être aussi simple qu'il peut paraître au premier abord.

La limite en question doit être étudiée, d'une part, dans les régions situées en avant et en haut du trou de Monro ; d'autre part, dans les régions situées en arrière et en bas de cet orifice.

Dans les premières régions, le principal facteur de modification des rapports morphologiques est le développement considérable que prend chez les Euthériens, d'avant en arrière, la commissure dorsale, par suite de la formation du corps calleux ; de ce développement résultent, ainsi que nous le verrons, et surtout chez les microsmatiques, des changements importants dans l'aspect et la constitution du corps paraterminal. Ceci n'entraîne guère, à la vérité, de difficultés de compréhension sérieuses.

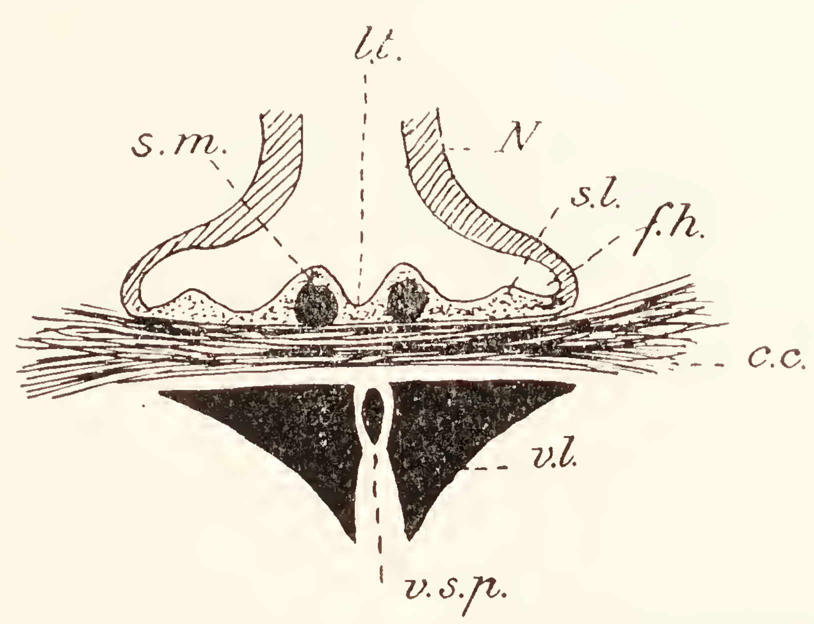


Fig. 57. — La limite interne du rhinencéphale chez l'Homme au niveau de la région supracalleuse. — N., neopallium (en hachures) ; c. c., corps calleux ; *f. h.*, *fissura hippocampi* ; s. l., strie latérale ; s. m., strie médiane (avec son faisceau de fibres blanches, en noir) ; l. t., couche corticale superficielle de la *aminai terminalis* (*indusium verum*) ; v. l., ventricule télencéphalique ; v. s. p., ventricule du *septum pellucidum*.

Dans les régions situées en avant et en haut du trou de Monro, la *pars limbica* du rhinencéphale est en continuation immédiate, et sans présenter de délimitation avec la *lamina terminalis*, paroi du cerveau intermédiaire, au sein de laquelle se sont développées les commissures. Comme la *lamina terminalis* est constituée de substance grise (lame sus-optique en avant, c'est-à-dire depuis le chiasma des nerfs optiques jusqu'au bec du corps calleux, en suivant le pourtour du sinus occupé par le corps paraterminal ; partie médiane de l'*indusium* du corps calleux dans toute la région supracalleuse), il s'ensuit que les deux limbes rhinencéphaliques droit et gauche sont liés l'un à l'autre dans leur région antérieure et dans leur région supérieure par une sorte de pont de sub-

stance grise qu'on rattache au cerveau intermédiaire (Voir fig. 57). Depuis le splenium du corps calleux jusqu'au trou de Monro, la limite peut sembler plus imprécise; mais il convient d'observer que les amas gris interstitiels décrits par Kölliker

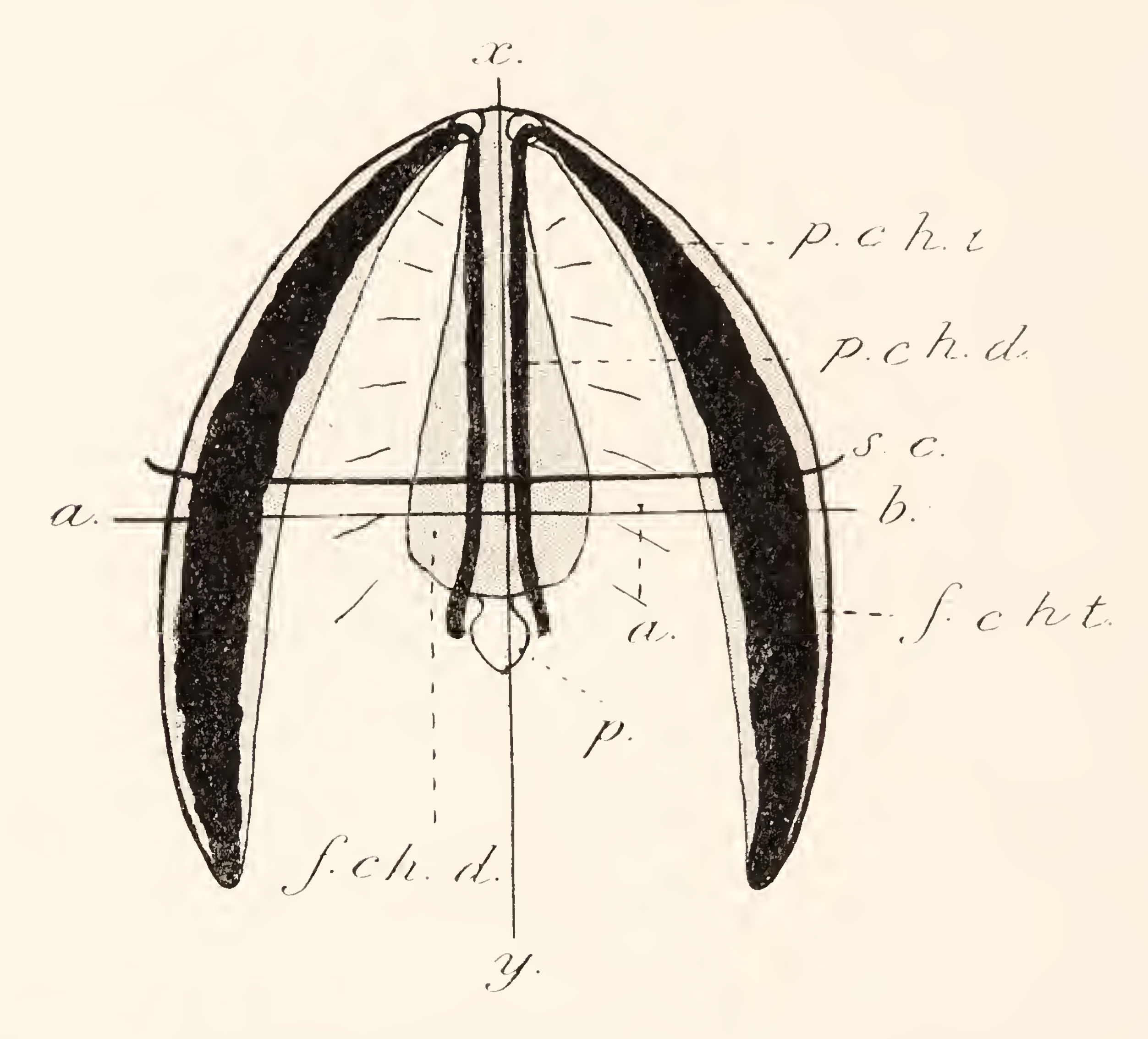


Fig. 58. — Schéma des formations choroïdiennes du diencéphale et du télencéphale. — *xy*, direction de la coupe sagittale représentée figure 59; *ab*, direction de la coupe transversale représentée figure 60; *f. ch. t.*, formation choroïdienne télencéphalique ; *p. ch. t.*, plexus choroïde télencéphalique ; *f. ch. d.*, formation choroïdienne diencéphalique ; *p. ch. d.*, plexus choroïde diencéphalique. Au point de réunion des plexus diencéphaliques et télencéphaliques, du même côté, est le trou de Monro. — *p.*, glande pinéale ; *s. c.*, position du splenium du corps calleux ; *a.*, zone d'adhérence de la pie-mère au thalamus. Les formations choroïdiennes sont en grisé ; les plexus sont en noir.

et Cajal à la face ventrale du *psalterium* représentent sans doute en cette région les vestiges du cortex diencéphalique.

Dans les régions situées en arrière et en bas du trou de Monro, la disposition des parties devient particulièrement complexe en raison de deux faits : 1° la présence de formations

choroïdiennes tant au niveau du télencéphale que du diencéphale ; 2° la soudure effectuée entre le thalamus (partie du diencéphale) et le corps strié (partie du télencéphale).

On appelle fissure choroïdienne ou fente de Bichat une profonde anfractuosité s'étendant d'une extrémité inférieure à l'autre du rhinencéphale limbique, c'est-à-dire d'un crochet de l'hippocampe à l'autre en passant dans la région médiane au-dessous du splénium du corps calleux (Voir fig. 59).

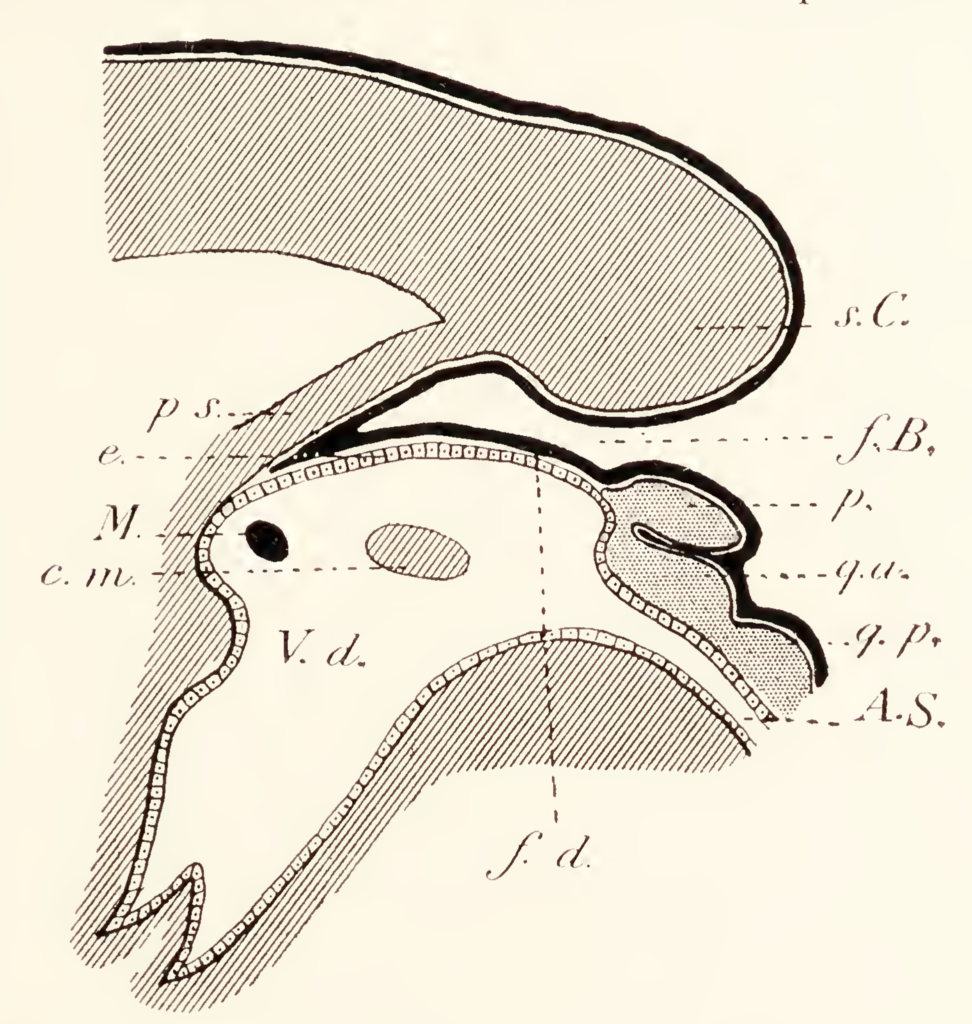


Fig. 59. — Coupe suivant x-y (Voir fig. 58). — *s. C.*, splenium du corps calleux ; *f. B.*, fente de Bichat ; *p.*, glande pinéale ; *q. a.*, tubercule quadrijumeau antérieur ; *q. p.*, tubercule quadrijumeau postérieur ; A. S., aqueduc de Sylvius ; *ps.*, psalterium ; *f. d.*, formation choroïdienne diencéphalique ; *e.*, épendyme ; M., trou de Monro ; *c. m.*, commissure molle ; V. *d.*, ventricule diencéphalique. La pie-mère est représentée par un gros trait noir.

Au niveau de cette anfractuosité, la paroi diencéphalique, depuis les trous de Monro jusqu'aux pédoncules de l'épiphyse (toit du troisième ventricule), et celle du télencéphale, de chaque côté, depuis le trou de Monro jusqu'au crochet de l'hippocampe, se réduisent à la couche épendymaire, c'est-à-dire que la couche nerveuse n'existe pas ; de plus, la pie-mère, fortement vascularisée en ces régions, contracte avec la couche épendymaire de très solides adhérences (formations choroïdiennes). De part et d'autre

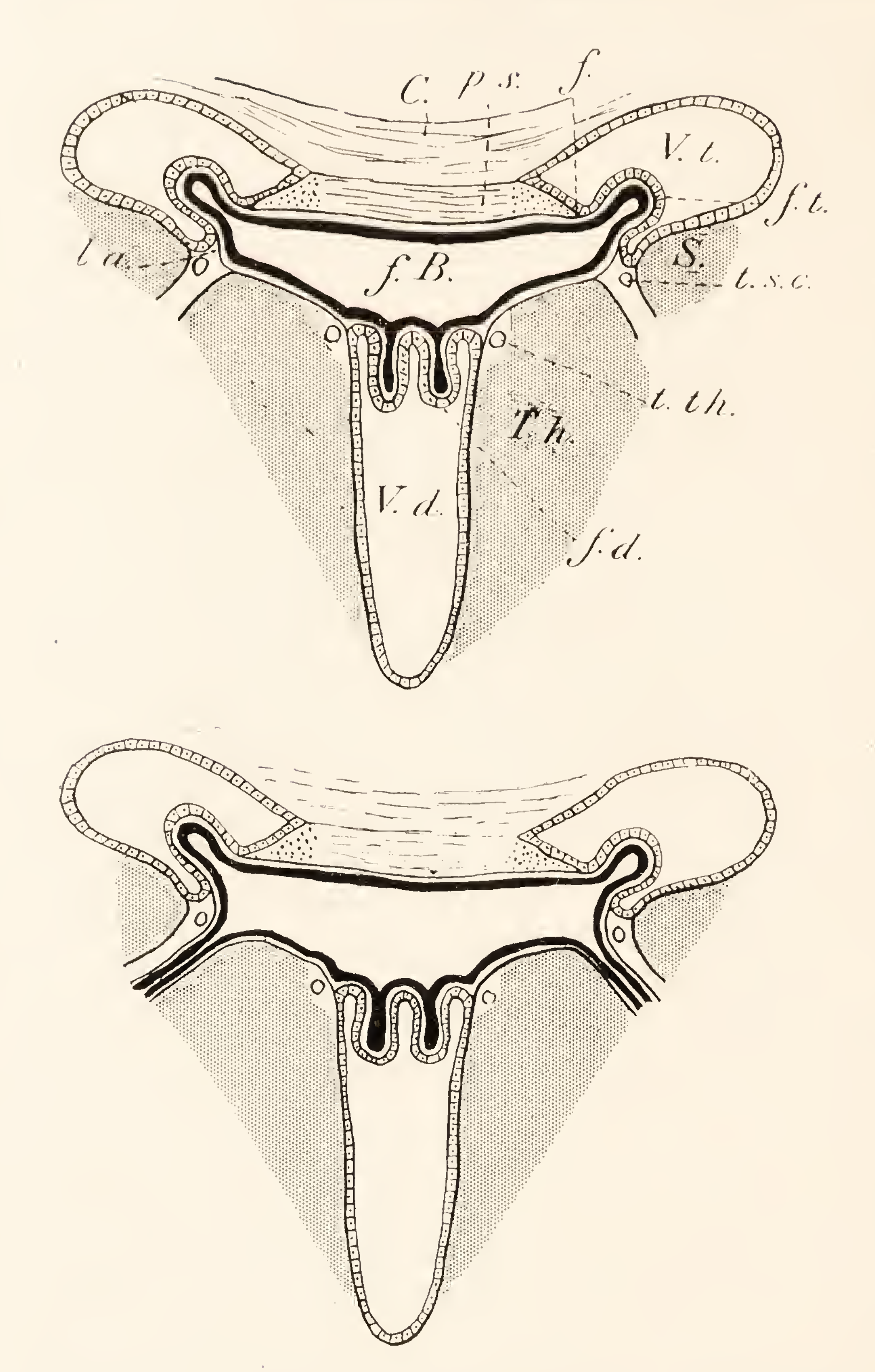


Fig. 60. — Coupe suivant *ab* (Voir fig. 58). — En haut, la disposition des parties telle qu'elle se présente en fait ; en bas, la disposition des parties telle qu'elle se présenterait s'il n'existait pas de soudure entre le corps strié et le thalamus. — C., corps calleux ; *ps.*, psalterium ; *f.*, crête du *fornix* ; V. *t.*, ventricule télencéphalique ; *f. t.*, formation choroïdienne télencéphalique ; *f.* B., fente de Bichat ; *l. a.*, *lamina affixa* ; *t. sc.*, *taenia semicircularis* ; *t. th.*, *taenia thalami* ; *f. d.*, formation choroïdienne diencéphalique ; V. *d.*, ventricule diencéphalique ; S., corps strié ; T*h.*, thalamus.

de la formation choroïdienne diencéphalique (toit du troisième ventricule) et jusqu'à la formation choroïdienne télencéphalique existe une région (*a*) où le thalamus étant superficiel n'est recouvert que de la pie-mère (Voir fig. 58).

Nous n'avons à examiner ici que la formation choroïdienne télencéphalique. L'ensemble de la couche épendymaire et de la couche pie-mérienne y forme un feuillet qui, replié sur lui-même, les deux bases pie-mériennes étant accolées, constitue un bourrelet qui s'insinue et fait saillie

dans la corne temporale du ventricule constituant ce qu'on considère le plus souvent comme une formation autonome à laquelle on donne le nom de *plexus choroïde antérieur*.

Pour traiter la question de la limite interne, dans la région postérieure au trou de Monro, de la *pars limbica* du rhinencéphale, il faut, faisant abstraction de la couche pie-mérienne, étudier ce que l'on peut considérer comme la ligne d'attache, aussi bien en dedans qu'en dehors de la lame épendymaire, dont le reploiement constitue le plexus choroïde antérieur.

En dedans, la lame épendymaire s'attache à la crête du *fornix*, tout le long du trajet de cette voie de conduction et jusqu'au trou de Monro. En dehors, elle s'insère, le long du sillon opto-strié et du *taenia semicircularis* qui le suit, sur la lame cornée (*lamina affixa*) (Voir fig. 60).

La lame épendymaire représenterait, si on l'étalait, une sorte de navette très allongée dont une extrémité, celle qui est au crochet de l'hippocampe, est, si l'on peut dire, fermée et dont l'autre, celle qui répond au trou de Monro, est, si l'on peut dire, ouverte. Ici, en effet, l'épendyme de la formation choroïdienne télencéphalique se continue avec celle de la formation choroïdienne diencéphalique (toit du ventricule moyen), et les vaisseaux pie-mériens passent nécessairement en dehors du trou de Monro, de la face extérieure du toit du ventricule moyen à la face extérieure de l'épendyme invaginée dans le ventricule latéral.

Une question pourrait se poser : celle de savoir si la formation choroïdienne dont nous venons de parler fait partie du télencéphale ou du diencéphale. Dans le premier cas, la limite du télencéphale et du diencéphale serait la crête du *fornix* ; dans le second, cette limite suivrait la *lamina affixa*. C'est certainement cette dernière interprétation qui est à retenir,

puisque le *taenia semicircularis* que suit la *lamina affixa* est encore une voie rhinencéphalique. Il suffit, d'ailleurs, d'imaginer (Voir fig. 60) ce que serait la morphologie de la région s'il n'existait point de soudure entre le thalamus et le corps strié pour faire disparaître à cet égard toute espèce d'hésitation.



Fig. 61. — Plexus choroïdes de Mouton (n° 1924-100) en place. Coupe horizontale du télencéphale au niveau du *septum pellucidum*. Les ventricules latéraux sont ouverts par leur paroi supérieure. Du côté droit, la dissection a été poussée en avant pour suivre le prolongement du ventricule latéral dans la cavité du lobe olfactif. — C. A., Corne d'Ammon; — *p. ch.*, plexus choroïdes ; C., *caudatum* (noyau caudé) ; *c. c. a.*, radiations calleuses antérieures ; *c. c. p.*, radiations calleuses postérieures. G. N.

La *pars limbica* du rhinencéphale peut être considérée comme constituée : 1° de deux circonvolutions concentriques : l'hippocampe en dehors, le *gyrus dentatus* en dedans, auxquelles s'ajoute comme une annexe ganglionnaire le corps paraterminal ; 2° du *fornix*, en dedans du *gyrus dentatus*, et, qui est principalement formé des cylindraxes des cellules pyramidales de l'hippocampe.

Abstraction faite du *fornix*, qui fera, en tant qu'il est la grande voie de conduction descendante du rhinencéphale, l'objet d'un paragraphe spécial, nous aurons donc à dé-

crire trois parties dans la *pars limbica* du rhinencéphale :

Hippocampus ;

Gyrus dentatus ;

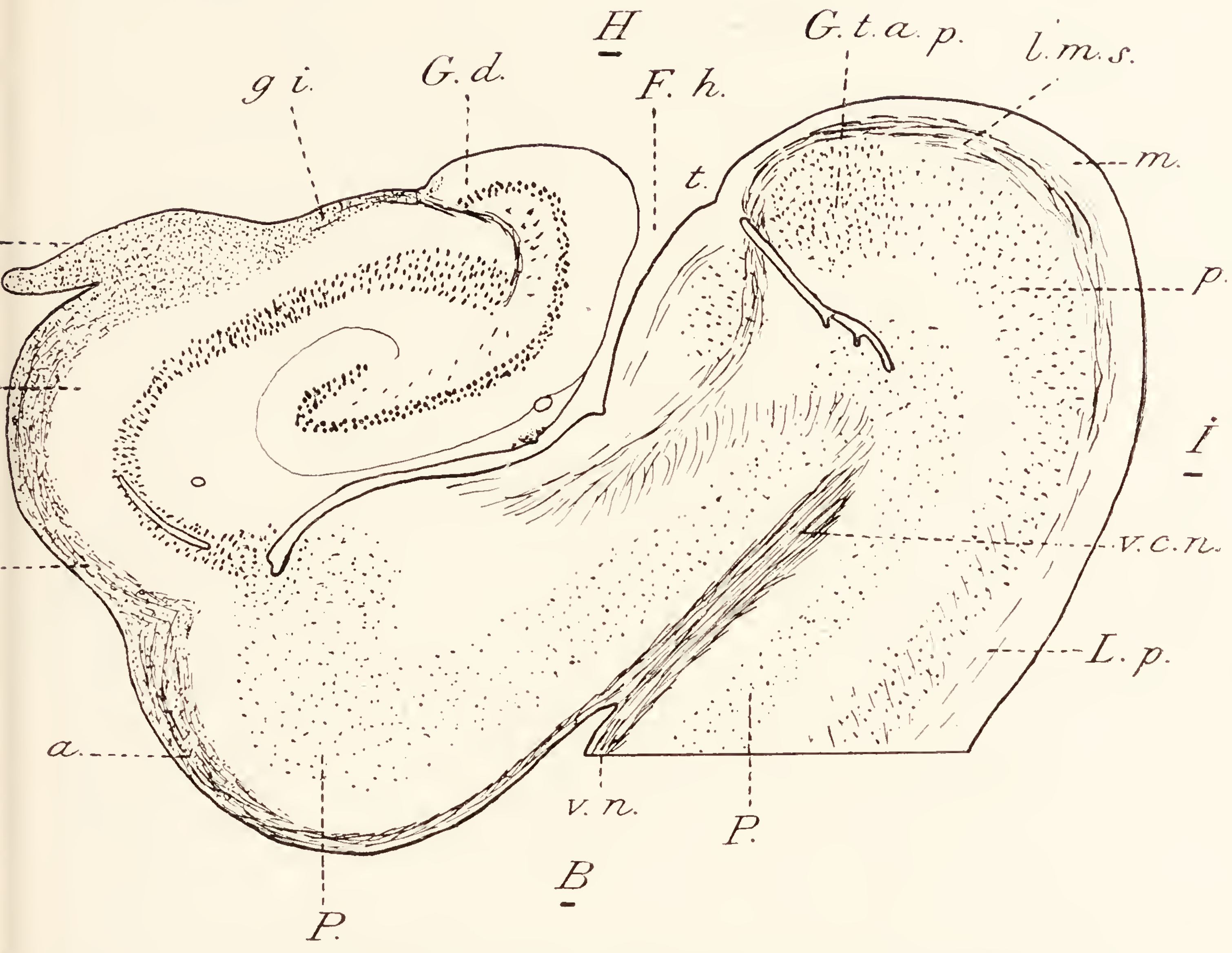


Fig. 62. — Coupe transversale de l'hippocampe, du *gyrus dentatus* et du lobe piriforme chez le *Thalassarctos maritimus* Desm. ♂ (n° 1918-65). — H, haut ; B, bas ; E, côté externe ; I, côté interne ; F. *h.*, *fissura hippocampi* ; *t*, point où commence le *gyrus transversus areae piriformis* (G. *t. a. p.*) ; *l. m. s.*, lame médullaire superficielle ; *m.*, couche moléculaire ; *p.*, petites cellules pyramidales *v. c. n.* et *v. n.*, voies de conduction néopalléales ; L. *p.*, lobe piriforme ; P., grandes cellules pyramidales ; *a.*, *alveus* ; H., hippocampe ; F., *fimbria* (*fornix*) ; sur sa crête commence la formation choroïdienne télencéphalique ; *g. i.*, *gyrus intralimbicus* ; G. *d.*, *gyrus dentatus* (d'après R. Anthony et F. Coupin). G. N. × 9 environ.

Corpus paraterminale.

1° *Hippocampus.* — L'*hippocampus* est une circonvolution, un *gyrus*, caractérisé au point de vue structural par le fait que : 1° sa couche moléculaire est très développée et très compliquée; 2° que sa couche des cellules pyramidales, consti-

tuée d'éléments très volumineux, est simplifiée au contraire (1) par rapport à ce que l'on voit dans le neopallium.

On a donné le nom d'alveus à la substance blanche sous-jacente au cortex de l'hippocampe.

Nous avons vu (p. 118 à 121) que l'hippocampe est très développé chez les Reptiles, dépassant largement sur la face externe le bord mésial supérieur de l'hémisphère et n'offrant habituellement aucune limite macroscopique distincte soit sur la face interne avec le *gyrus dentatus* que borde en bas, dans la région antérieure, le *sulcus parolfactorius posterior*, soit sur la face externe (parahippocampe) avec le neopallium ; il est seulement reconnaissable des parties avoisinantes à sa structure particulière.

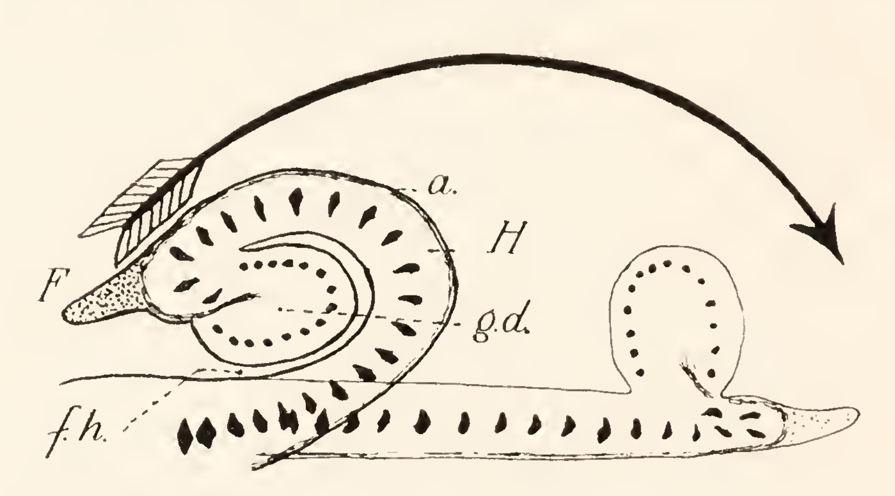


Fig. 63. — Schéma destiné à montrer l'enroulement de l'hippocampe chez les Mammifères. La flèche indique le déroulement supposé de l'Hippocampe. — H., hippocampe ; *a.*, *alveus* ; F., *fornix* ; *g. d.*, *gyrus dentatus* ; *f. h.*, *fissura hippocampi*.

Chez les Mammifères, l'hippocampe n'est jamais aussi développé que chez les Reptiles ; même chez les Monotrèmes et les Marsupiaux, il est loin d'atteindre le bord mésial supérieur de l'hémisphère (Voir fig. 64 et 90).

De plus, chez aucun Mammifère, il n'est limité macroscopiquement, au moins en dehors ; mais, au lieu de s'étendre à plat comme il le fait chez les Reptiles, là où il est le moins atrophié, il se creuse d'un profond sillon qui est la *fissura hippocampi* ; le *gyrus dentatus* s'accroissant de façon considérable, l'hippocampe se trouve alors enroulé sur lui-même et caché

(1) Nous reviendrons plus loin et avec plus de détails sur la structure de l'hippocampe (Voir p. 174 à 178).

au fond de la *fissura hippocampi*. Enroulement et invagination au fond de la *fissura hippocampi* sont les caractères macroscopiques essentiels qu'on lui trouve partout dans le groupe des Mammifères. On comprendra maintenant qu'il n'est pas exact de dire (Voir p. 140) que la *fissura hippocampi* soit la limite du rhinencéphale et du neopallium; la vraie limite est pure-

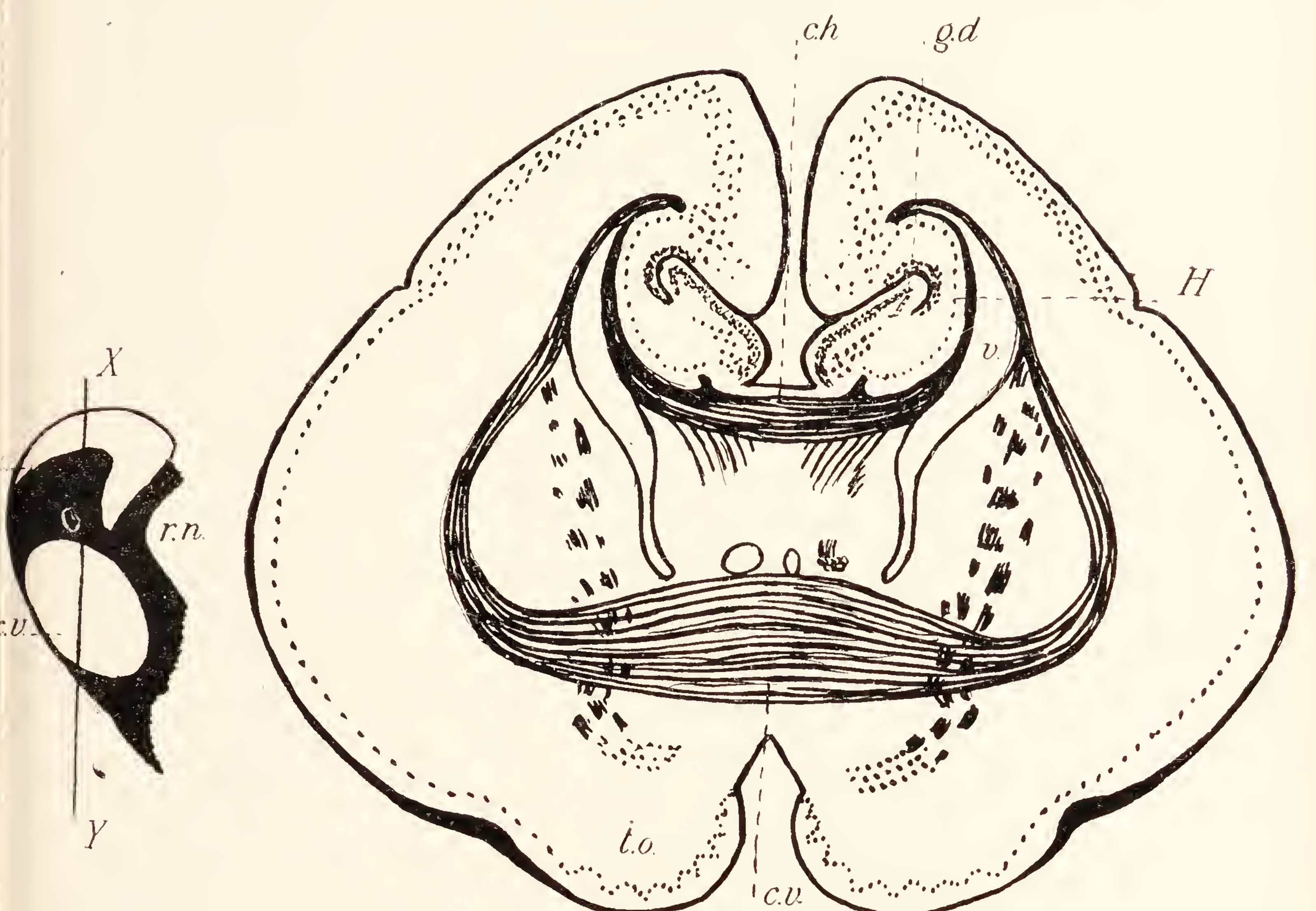


Fig. 64. — Coupe coronale d'un cerveau de Marsupial (*Perameles*) (d'après G. Elliot-Smith), au niveau des commissures. — *H.*, hippocampe ; *v.*, ventricule ; *g. d.*, *gyrus dentatus* ; *c. h.*, commissure hippocampienne ou dorsale ; *c. v.*, commissure ventrale ; *t. o.*, tubercule olfactif. A gauche, la trace des commissures sur la section interhémisphérique, pour montrer le niveau de la coupe coronale (*xy*) ; *r. n.*, *recessus neuroporicus*.

ment structurale, indiscernable macroscopiquement; ce n'est que par hasard pour ainsi dire qu'on la voit coïncider parfois avec le fond de la fissure de l'hippocampe.

Nous allons étudier l'hippocampe successivement dans ces trois régions :

Région précommissurale ;

Région supracommissurale ;

Région rétrocommissurale.

Dans la région précommissurale, il est d'habitude assez difficile de déterminer la place qui lui revient ou pourrait lui revenir dans l'*area parolfactoria*, laquelle doit être considérée comme composée à la fois de l'hippocampe et du *gyrus dentatus*.

Dans la région supracommissurale, sur la morphologie comparée de laquelle nous reviendrons longuement à propos du *gyrus dentatus*, il est toujours nettement reconnaissable de ce dernier chez les Monotrèmes et les Marsupiaux (Voir fig. 64 et 90), présentant toujours aussi ses caractères essentiels, enroulement et invagination. Parmi les Euthériens, il est encore très nettement reconnaissable chez certains Chiroptères, les Édentés et certains Insectivores ; ailleurs, sa régression est poussée beaucoup plus loin ; il correspond peut-être à la partie de l'*indusium griseum* du corps calleux située en dehors de l'épaississement de substance grise que l'on appelle la strie latérale ou *taenia tecta* et qui, elle, dépendrait du *gyrus dentatus* ; mais il faut reconnaître qu'il n'existe aucun argument solide sur lequel on puisse appuyer une telle assimilation (Voir p. 156).

C'est dans la région rétrocommissurale que l'hippocampe est partout le mieux développé.

Chez les Marsupiaux, il se présente comme toujours avec ses caractères essentiels d'enroulement et d'invagination, mais, par le fait d'une sorte de déplacement en dehors du *gyrus dentatus*, une certaine partie de sa surface apparaît entre celui-ci et le *fornix*, dans toute la moitié inférieure de la région rétrocommissurale (Voir fig. 41) ; il résulte de l'enroulement subi par l'hippocampe que cette partie évaginée ne peut être regardée, et d'ailleurs l'étude histologique le

prouve, que comme un hippocampe inverti, c'est-à-dire un hippocampe dont la couche profonde apparaît superficielle.

Chez les Euthériens, l'hippocampe que, dans cette région seulement, par le fait du grand développement en arrière des commissures, nous pouvons nettement distinguer en constatant ses caractéristiques particulières, présente en haut une courbure ou sinus à ouverture postérieure. De plus, comme chez les Marsupiaux, il possède des parties évaginées (hippocampe

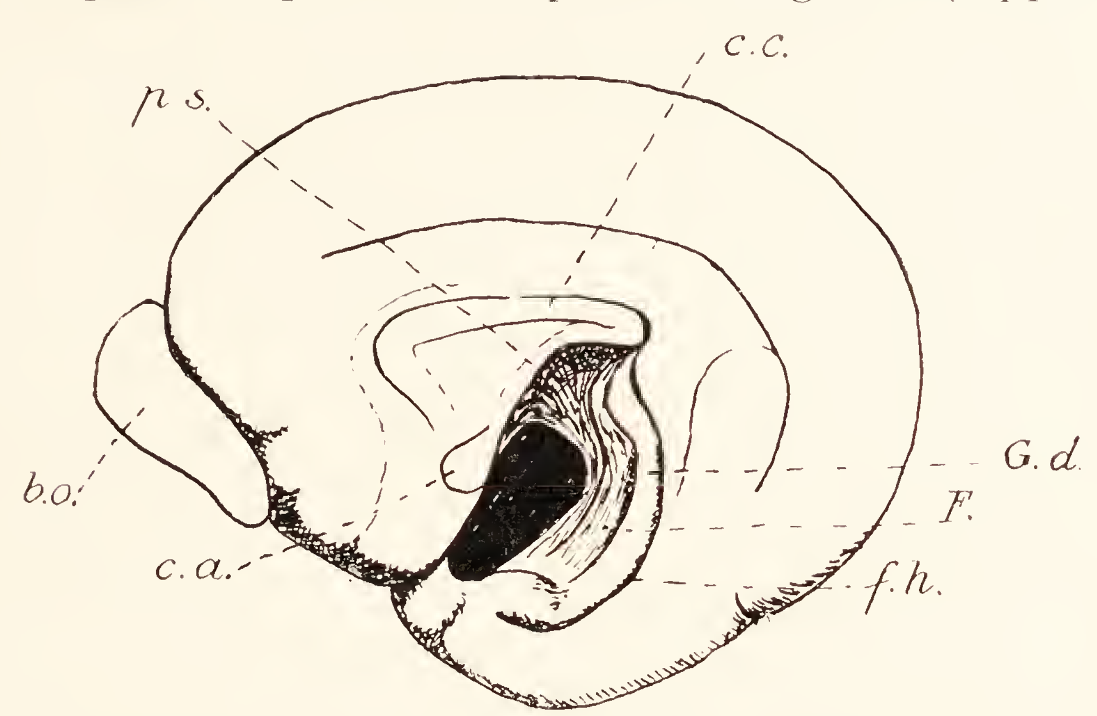


Fig. 65. — Face mésiale d'un hémisphère droit de Chiroptère (*Pteropus medius* Temm.). (D'après G. Retzius.) — *b. o.*, bulbe olfactif ; *c. c.*, corps calleux ; *ps.*, *psalterium* ; F., *fornix* ; G. *d.*, *gyrus dentatus* ; *f. h.*, *fissura hippocampi* ; *c. a.*, commissure antérieure ou ventrale. Un peu plus du double de la grandeur naturelle.

inverti), mais qui, au lieu de constituer une bande ininterrompue, forment simplement d'habitude deux petits îlots :

1° Au niveau du sinus, le *gyrus fasciolaris* (*fasciola cinerea*) ;

2° Au voisinage du lobe piriforme, le *gyrus intralimbicus*.

De plus, au niveau du sinus, il s'étale, s'exposant en quelque sorte en arrière du *gyrus dentatus*, d'où résulte l'effacement à ce niveau de la *fissura hippocampi*. C'est le *gyrus Andreae Retzii* (*Balkenwindung* de Zuckerkandl, *hippiocampus nudus* d'Elliot-Smith), qui communique avec le neopallium par un pli de passage, le pli rétrocalleux. Il va de soi que cette partie

exposée de l'hippocampe, et par le fait même qu'elle est placée en dehors, et non pas en dedans, du *gyrus dentatus*, n'est pas un hippocampe inverti, comme le sont les *gyri fasciolaris* et *intralimbicus* (Voir fig. 56).

En résumé, l'hippocampe est la plus externe des deux circonvolutions concentriques constituant la *pars limbica* du rhinencéphale ; il est essentiellement caractérisé par son enroulement et son invagination au fond de la *fissura hippocampi* qui semble le creuser. Bien développé chez les Monotrèmes et les Marsupiaux, il est régressé chez la plupart des Euthériens, sauf dans la région rétrocommissurale, où il paraît quelquefois à la surface, tantôt par effacement local de la fissure de l'hippocampe (*gyrus Andreae Retzii*), tantôt par déplacement en dehors en quelque sorte du *gyrus dentatus* (hippocampe inverti : *gyrus fasciolaris* et *gyrus intralimbicus*).

Dans les descriptions des traités classiques, au lieu de considérer l'hippocampe, on considère le plus souvent la saillie qu'il fait à l'intérieur du ventricule (corne d'Ammon). D'autre part, on donne souvent aussi, dans les traités classiques, le nom de circonvolution de l'hippocampe au *gyrus fornicatus*, partie du neopallium; cette dénomination est à rejeter pour la raison qu'elle conduit à de regrettables confusions.

2° *Gyrus dentatus.* — Le *gyrus dentatus*, quelquefois incorrectement appelé *fascia dentata*, ou encore, par les anatomistes français, *corps godronné*, est une étroite circonvolution avortée, appliquée par la couche de ses cellules polymorphes contre la couche moléculaire de l'hippocampe. Il s'ensuit que le cortex du *gyrus dentatus* est éloigné de sa substance blanche, ce qui ne se rencontre nulle part ailleurs (Voir fig. 85).

Il est surtout caractérisé au point de vue structural par la modification qu'ont subie ses cellules pyramidales devenues arrondies, transformées en ce que l'on appelle les *grains*,

lesquels forment à son intérieur une couche dense et bien limitée, les autres couches de cellules étant devenues peu importantes. Certaines des fibres conductrices qui proviennent du *gyrus dentatus* contribuent, avec celles qui proviennent de l'hippocampe, à la constitution de l'*alveus*.

Nous le voyons exister chez les Reptiles, bordé en bas par le *sulcus parolfactorius posterior* qui le sépare du corps paraterminal, mais n'offrant généralement (Voir p. 119) avec l'hippocampe aucune limite macroscopique.

Chez les Monotrèmes et les Marsupiaux, il prend, comme nous l'avons vu, cette grande extension d'où résulte l'enroulement de l'hippocampe, affectant la forme d'un bourrelet ; c'est lui qui occupe tout l'espace compris entre la *fissura hippocampi* d'une part, qui le sépare du neopallium, et le corps paraterminal, la commissure dorsale, le *fornix*, l'hippocampe inverti d'autre part (Voir fig. 41).

Chez les Euthériens, nous allons le suivre, comme nous l'avons fait pour l'hippocampe, dans les trois régions précommissurale, supracommissurale et rétrocommissurale du limbe.

Dans la région précommissurale, il semble que l'on puisse considérer qu'il est, au moins en partie, représenté par l'*area parolfactoria*. Celle-ci, qui est la continuation du *gyrus olfactorius mesialis*, est, comme nous l'avons vu, limitée, en avant, du neopallium par un sillon mal dessiné, le *sulcus parolfactorius anterior* (simple partie de la *fissura hippocampi*) ; en arrière, elle est limitée de la surface réfléchie du tubercule olfactif ainsi que du *gyrus subcallosus* par le *sulcus parolfactorius posterior* (*fissura prima* de His) (Voir fig. 42).

Pour étudier le *gyrus dentatus* dans la région supracommissurale, il est indispensable de considérer la *pars limbica* du rhinencéphale tout entière. Elle est chez les Euthériens tout à la fois très réduite en épaisseur et allongée considérablement.

Chez les Monotrèmes et les Marsupiaux, elle est au contraire très épaisse et très courte. Cette différence d'aspect tient à la différence de développement que présente dans ces deux groupes, comparés aux Euthériens, la commissure dorsale. Petite, aussi bien chez les Monotrèmes que chez les Marsupiaux, cette commissure se développe considérablement chez les Euthériens, à mesure que le neopallium s'accroît, prenant de l'importance tant en longueur qu'en épaisseur; la *pars limbica* du rhinencéphale s'allonge alors et diminue de hauteur. Caché au fond du complexe appelé *sulcus callosus* et qui sépare le *gyrus callosus*, partie du neopallium, du corps calleux, elle se présente chez les Euthériens sous la forme d'un plan de substance grise très mince, l'*indusium griseum* du corps calleux. L'*indusium griseum*, limité en dehors par un profond sillon, présente, non loin de ce sillon, une saillie longitudinale assez bien marquée, à laquelle on donne le nom de strie grise ou de strie latérale (*taenia tecta*). Nous avons vu que la partie située entre le profond sillon et la strie latérale pourrait être l'hippocampe réduit et étalé en cette région; la strie latérale elle-même, ainsi que la partie de l'*indusium griseum*, qui lui fait suite vers la ligne sagittale représenterait alors le *gyrus dentatus* modifié (1) ; en dedans, l'*indusium griseum* se continue par l'*indusium verum*, qui n'est autre chose que la paroi même de la *lamina terminalis* contenant les commissures, c'est-à-dire la paroi même du cerveau intermédiaire. Sous l'*indusium griseum* du corps calleux, en dedans de la strie grise, rampe un faisceau de fibres blanches. C'est la strie médiale de Lancisi, dépendance du système conduc-

(1) Pour G. Levi [Morfologie minute structure dell' Ippocampo dorsale (*Arch. ital. di Anat. e d'Embriol*, vol. III, f. 2, 1904)], le *gyrus dentatus* s'atrophie chez les Euthériens au niveau du splenium du corps calleux, et l'indusium tout entier représente l'hippocampe.

teur du rhinencéphale, ainsi que nous le verrons. La strie médiale de LANCISI est comme l'*alveus* de la portion supra-commissurale de la *pars limbica* du rhinencéphale (Voir fig. 57).

Dans la région rétrocommissurale, le *gyrus dentatus* bien développé se reconnaît chez les Euthériens à sa structure caractéristique. Il se termine comme l'hippocampe, qu'il double, à l'extrémité antérieure du lobe piriforme. Il ne présente l'aspect godronné que dans les cerveaux qui atteignent un certain volume (Voir fig. 56).

3° *Corpus paraterminale*. — Nous avons vu (p. 119 et fig. 39) qu'on appelle, chez les Reptiles, corps paraterminal toute la région de l'aire précommissurale que circonscrivent, en haut, le *sulcus parolfactorius posterior* (limite inférieure du *gyrus dentatus*), en bas, le bord de la partie réfléchie du tubercule olfactif et, en arrière, la *lamina terminalis* avec les commissures dorsale (ou hippocampienne) et ventrale qu'elle contient.

C'est, et nous l'avons dit également, une région essentiellement ganglionnaire, tout à fait comparable à ce qu'est le corps strié à la base du télencéphale.

Chez les Monotrèmes et les Marsupiaux (Voir fig. 41), le corps paraterminal est déjà régressé. Il l'est beaucoup plus encore chez les Euthériens.

Il est ici représenté : 1° par le *gyrus subcallosus* de RETZIUS, continuation de la bandelette de BROCA, et compris entre, d'une part le *sulcus parolfactorius posterior* en avant qui le sépare de l'*area parolfactoria*, laquelle correspond à l'extrémité antérieure du *gyrus dentatus* et de l'hippocampe, se continuant en avant par le *gyrus olfactorius mesialis*, et, d'autre part, la partie de la *lamina terminalis*, qui confine à la commissure ventrale, en arrière ; 2° par le *septum pellucidum*.

Cette dernière formation mérite qu'on s'y arrête. Placé entre le corps calleux et le *psalterium*, faisceau de fibres commissu-

rales du *fornix*, le *septum pellucidum*, avec les caractères particuliers qu'il présente chez les Mammifères euthériens, résulte de la transformation de la région postérieure de l'aire précommissurale, c'est-à-dire de la plus grande partie du corps paraterminal des Reptiles, des Monotrèmes et des Marsupiaux. La forme en coin allongé qu'il affecte est due à la constitution du corps calleux, conséquence du développement néopalléal. Son isolement par rapport au *gyrus subcallosus* est dû, comme nous le verrons, à ce que certaines fibres des stries de Lancisi vont directement rejoindre, d'une part, le *tractus olfactorius mesialis* et la bandelette de Broca, d'autre part, le pilier

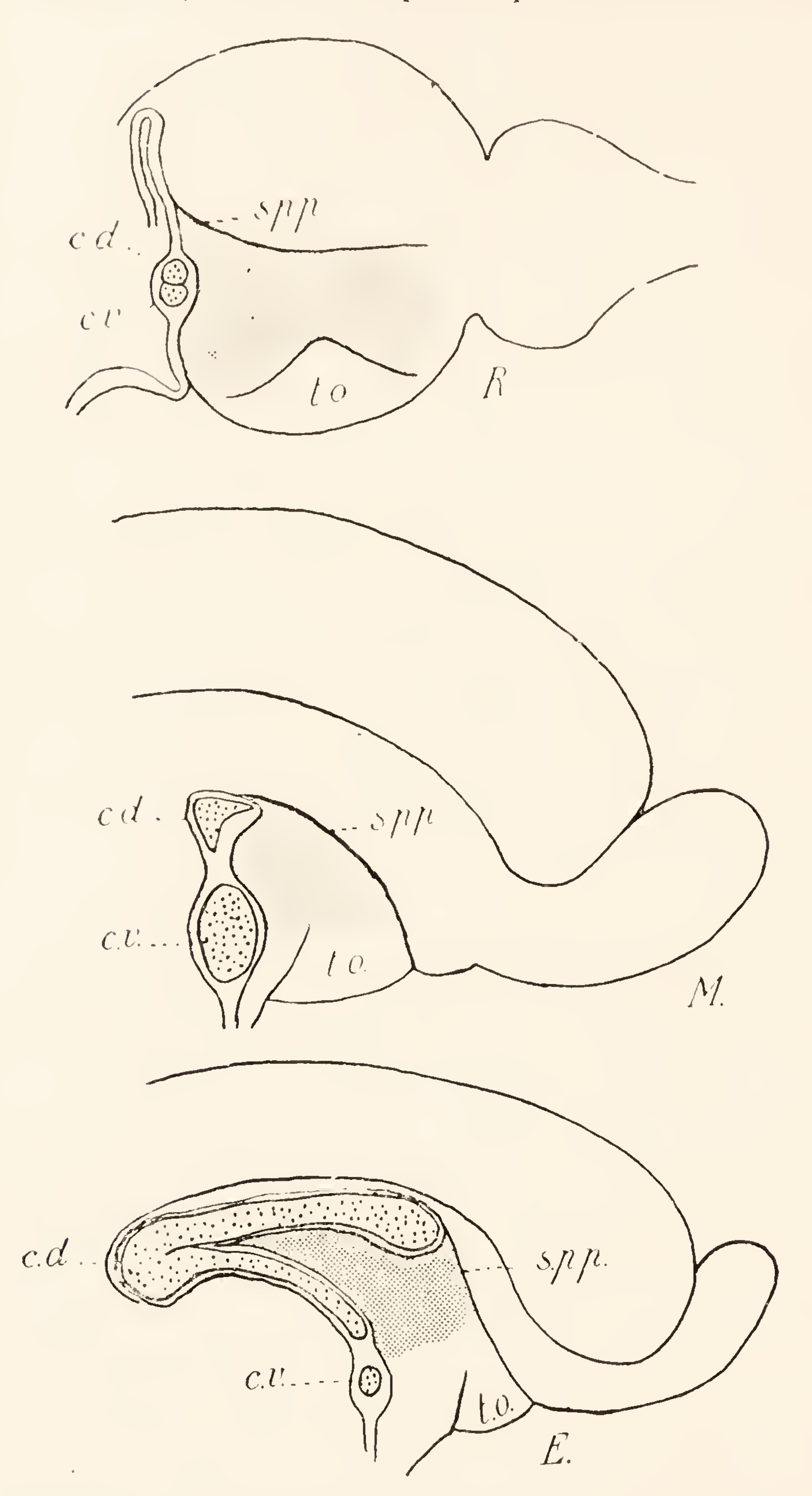


Fig. 66. — Disposition du corps paraterminal (en grisé) chez un Reptile (R.), un Marsupial (M.) et un Euthérien (E.). Face mésiale gauche de l'hémisphère. — *c. d.*, commissure dorsale ou hippocampienne divisée chez l'Euthérien en *psalterium* en bas et corps calleux en haut ; *c. v.*, commissure ventrale ; *s. p. p.*, *sulcus parolfactorius posterior* ; *t. o.*, tubercule olfactif. Chez l'Euthérien, la copule n'est pas représentée.

antérieur du *fornix proprius*, comblant ainsi l'espace qui existe entre la partie antérieure du corps calleux et le pilier antérieur du *fornix proprius*. On donne le nom de *copula* au pont de substance blanche qui ferme ainsi le détroit existant entre l'extrémité antérieure de la coupe sagittale du corps calleux et celle de la coupe sagittale du *psalterium* (Voir p. 188 à 190 et fig. 87).

Le *septum pellucidum* conserve, en partie du moins, c'est-à-dire dans sa région antérieure et sur une surface plus ou moins étendue chez les Euthériens macrosmatiques, son caractère de masse ganglionnaire (ganglion de la cloison, ganglion du *septum lucidum* de MIHALKOVICZ) ; ailleurs, il n'est plus qu'une mince lame de substance grise. Dans de nombreux types, chez les microsmatiques comme l'Homme, et chez les anosmatiques tels que le Dauphin, chez quelques macrosmatiques aussi (Bœuf, Mouton, Cheval, d'après HONEGGER), existe entre les deux *hemisepta pellucida* droit et gauche une cavité qui est désignée dans les traités d'anatomie humaine sous le nom de cinquième ventricule (pseudocœle), mais qui, n'étant pas et ne pouvant pas être tapissée d'une couche épendymaire, n'a, en fait, rien à voir avec les autres ventricules encéphaliques, élargissements ou diverticules de la cavité de l'épendyme. Cette cavité, dont nous verrons le mode de formation au paragraphe de l'embryologie, n'existe pas chez d'autres types macrosmatiques, où le corps paraterminal a conservé à un plus haut degré son caractère de masse ganglionnaire (Souris, Lapin, Cochon, Chat, Chien, etc.).

III. — Le rhinencéphale des Primates.

Le rhinencéphale des Primates est, comme celui des autres microsmatiques (Mysticètes, Ziphiidés, Physétéridés parmi les Cétacés), frappé d'une remarquable atrophie, laquelle est,

comme je l'ai dit, plus accentuée encore chez les anosmatiques (Cétacés du groupe des Delphinidés). Ce n'est que chez les Lémuriens qu'il présente un développement à peu près normal.

Une des premières caractéristiques visibles du rhinencéphale des Primates est l'effacement de la scissure rhinale. Si, chez quelques Lémuriens, surtout le *Galago*, cette scissure est encore assez bien accusée tout le long de son trajet (Voir fig. 67), on la voit partout ailleurs effacée, surtout dans sa région moyenne, n'étant généralement visible qu'à ses extrémités. Au niveau de la coudure qui la divise en rhinale antérieure et rhinale postérieure, coudure qui est particulièrement accentuée chez les Singes et chez l'Homme en raison de l'exagération de la flexion télencéphalique, elle passe, ou plutôt son trajet passe, dans la région liminaire de l'*insula* (Voir fig. 68 dans la planche de la page 259).

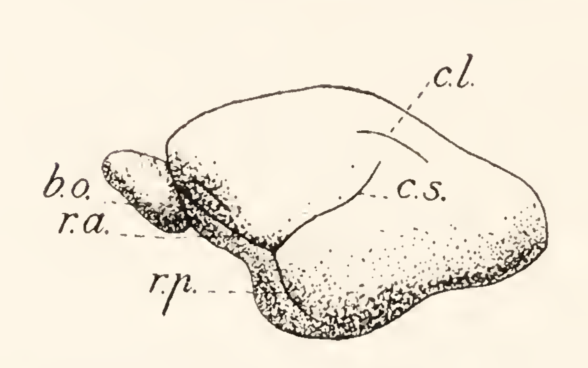


Fig. 67. — Face externe de l'hémisphère gauche d'un cerveau de *Galago* (*Otolemur*) *Garnetti* Ogilby. — *c. s.*, complexe sylvien ; *r. a.*, rhinale antérieure ; *r. p.*, rhinale postérieure ; *b. o.*, bulbe olfactif ; *c. l.*, corono-latéral. (D'après G. Elliot-Smith.) G. N.

α. — **Pars basalis.**

PARS ANTERIOR.

Le bulbe olfactif des Primates est toujours très petit. De plus, au lieu d'être creusé d'une cavité communiquant avec les ventricules latéraux, il est, au moins chez l'Homme et chez les Singes, plein et compact, sa cavité étant comblée d'une substance gélatineuse (Voir fig. 81).

Les *tractus olfactorii*, encore considérables chez les Lémuriens, sont très réduits chez l'Homme et chez les Singes, où

on les désigne sous le nom de stries olfactives. Celles-ci ont récemment été bien étudiées par MUTEL (1). La strie principale externe correspond au *tractus lateralis* des macrosmatiques, la strie principale interne à leur *tractus mesialis* et les stries accessoires externe et interne aux deux faisceaux constitutifs de leur *tractus medius*.

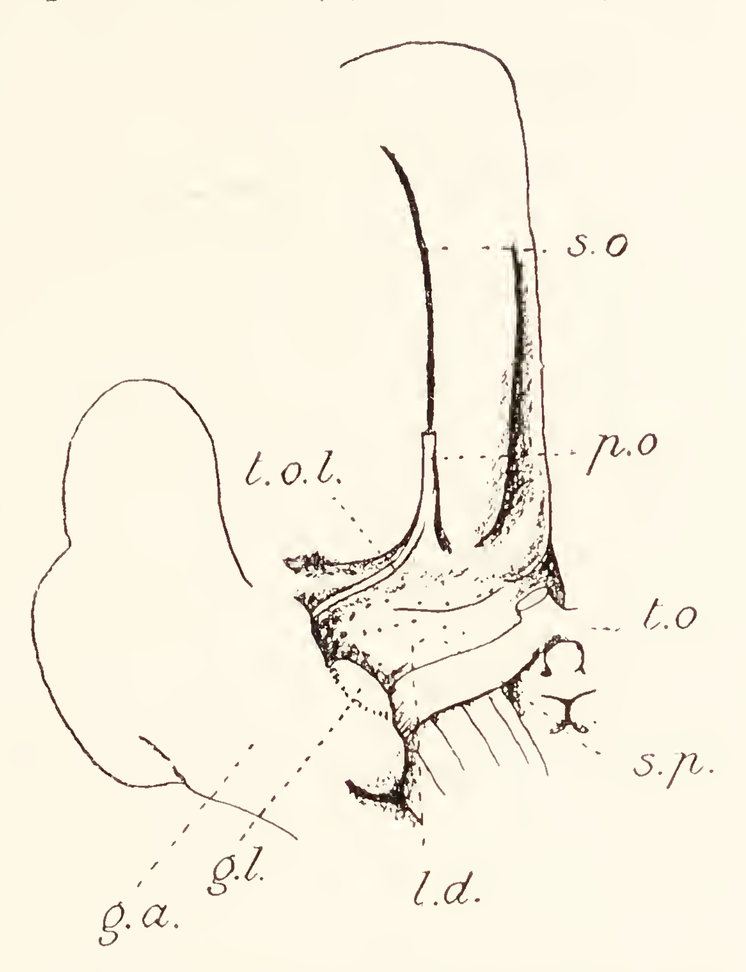


Fig. 69. — Base d'un cerveau humain (partie antérieure de l'hémisphère droit) pour montrer les détails du rhinencéphale. — *s. o.*, sillon olfactif; *p. o.*, pédoncule olfactif sectionné ; *t. o.*, *tractus opticus* ; *t. o. l.*, *tractus olfactorius lateralis* ; *s. p.*, espace perforé antérieur; *l. d.*, *lemniscus diagonalis* ; *g. a.*, *gyrus ambiens* ; *g. l.*, *gyrus lunaris*. 3/4 de grandeur naturelle.

Les *gyri olfactorii lateralis* et *mesialis* sont réduits comme les *tractus* auxquels ils correspondent et plus ou moins confondus avec eux; la substance du premier se confond, en raison de l'effacement de la scissure rhinale dans sa région moyenne, en arrière avec celle de l'écorce insulaire.

Dans le *locus perforatus anticus*, le *tuberculum olfactorium*, encore visible chez les Lémuriens, n'est maintenant plus discernable ; le *lemniscus diagonalis Brocae* est au contraire assez bien développé (Voir figure 69 et 70).

PARS POSTERIOR.

Le lobe piriforme des Primates (Voir fig. 69 et 70) est facilement discernable et, quoique plus petit que chez les macrosma-

(1) M. MUTEL, Études morphologiques sur le rhinencéphale de l'Homme et des Mammifères, Nancy, 1923.

tiques, il ne paraît pas frappé de la même régression que les autres parties dont il vient d'être question.

Si le *gyrus intermedius* est bien discernable chez les Lémuriens, il n'est guère visible chez l'Homme et les Singes. Quant au *gyrus lunaris*, il est toujours et partout très nettement accusé. Le *gyrus ambiens*, qui constitue, là comme partout, la plus grande partie du lobe piriforme, présente en général chez l'Homme un sillon longitudinal constant, homologue des sillons qui le parcourent chez les non-Primates à gros cerveau.

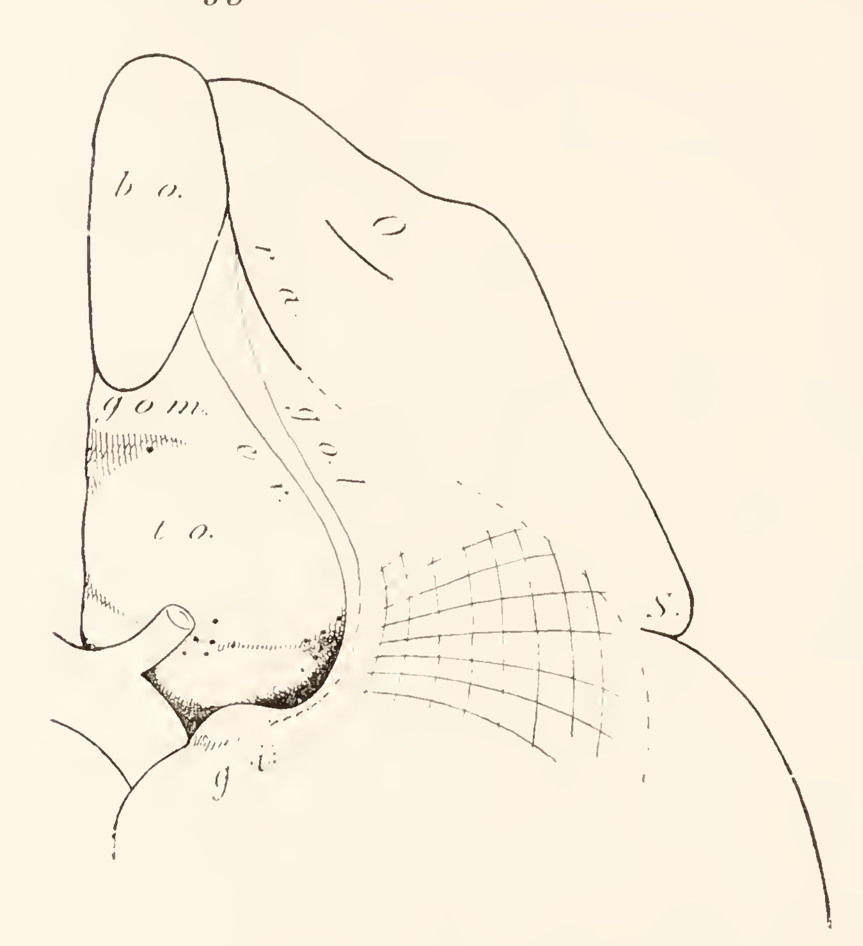


Fig. 70. — La *pars anterior* du rhinencéphale (vue ventrale de l'hémisphère gauche) chez le *Lepilemur*. (D'après R. Anthony et A. S. de Santa-Maria). — *b. o.*, bulbe olfactif ; *r. a.*, rhinale antérieure ; *g. o. l.*, *gyrus olfactorius lateralis* ; *er.*, endorhinale ; *g. o. m.*, *gyrus olfactorius mesialis* avec son tractus ; passant sur la face interne *t. o.*, *tuberculum olfactorium* ; *g. i.*, *gyrus intermedius* ; S., complexe sylvien ; O., orbitaire. G. N. × 3 environ.

Mutel a bien insisté sur le fait que, chez les Primates, et en raison du gros volume acquis par le télencéphale, le lobe piriforme (crochet de l'hippocampe) s'est, en quelque sorte, recourbé sur lui-même (1), d'où il résulte que l'extrémité de la rhinale postérieure se trouve sur la face mésiale.

β. — Pars limbica.

Il n'y a guère que deux choses importantes à signaler dans la *pars limbica* du rhinencéphale de l'Homme et des Singes ;

(1) M. Mutel, *loc. cit.*, p. 187 à 193.

c'est : 1° la présence à l'extrémité du *gyrus dentatus* du *frenulum Giacominii* (bandelette de Giacomini). Il est manifeste que cette petite circonvolution, qui croise transversalement le crochet hippocampien, lequel n'est autre chose que le *gyrus intralimbicus* des non-Primates, est le début même du *gyrus dentatus* ; 2° la régression poussée à l'extrême des corps paraterminaux qui sont réduits chez l'Homme à des minces

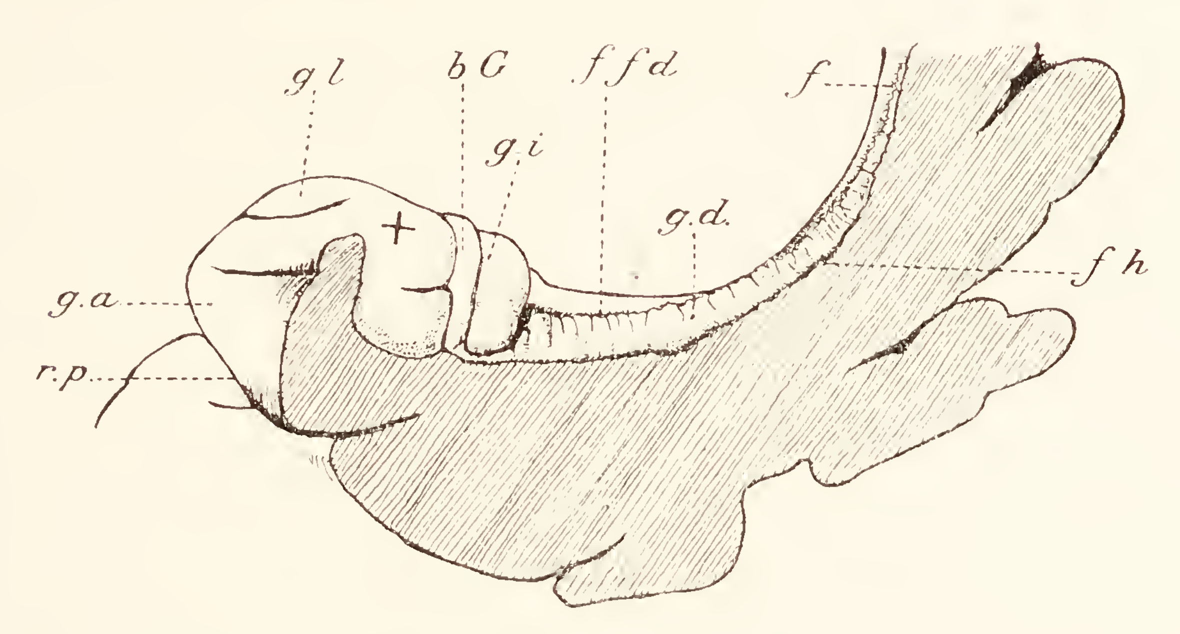


Fig. 71. — *Frenulum* de Giacomini chez l'Homme. — *f.*, *fornix* ; *f. h.*, *fissura hippocampi* ; *g. d.*, *gyrus dentatus* ; *f. f. d.*, *fissura fimbrio-dentata* ; *g. i.*, *gyrus intralimbicus* ; *g. l.*, *gyrus lunaris* ; b. G., bandelette de Giacomini ; *g. a.*, *gyrus ambiens* ; *r. p.*, rhinale postérieure ; + place où serait, s'il existait, le *gyrus transversus areae piriformis*, ceci pour indiquer que ce dernier n'a rien à voir avec le *frenulum* de Giacomini G. N. (D'après R. Anthony et F. Coupin).

lames de substance grise entre lesquelles existe une cavité (cinquième ventricule), qui, en dépit du nom qu'on lui donne, n'a rien à voir, comme je l'ai dit, avec les ventricules encéphaliques, expansions de la cavité épendymaire.

IV. — Le développement ontogénique du rhinencéphale.

C'est surtout chez l'Homme qu'on a poursuivi l'étude du développement du rhinencéphale (W. His). C'est donc là surtout que nous allons l'examiner.

Si on considère la face mésiale du télencéphale chez un

embryon humain d'environ cinq semaines ($13^{mm},6$), on voit, en avant de la *lamina terminalis* (Voir fig. 74), un profond sillon concentrique au bord mésial de l'hémisphère et qui s'étend depuis le niveau du trou de Monro à peu près jusqu'au bord marginal inférieur qu'il incise ; on lui donne le nom de *sulcus arcuatus* (*s. a.*). Mais, au voisinage du bord marginal, à partir du point où sur lui se branche en avant, suivant une direction perpendiculaire à la sienne une dépression obscure, il prend le nom de *fissura prima* (*f. p.*), en raison de la précocité de son indication en cet endroit. La dépression obscure dont il vient d'être parlé est la *fissura serotina* (*f. s.*), nom qui lui vient de ce que son début est plus tardif que celui de la *fissura prima*. Toutes les parties télencéphaliques situées en dedans du *sulcus arcuatus* et au-dessous de la *fissura serotina* sont rhinencéphaliques ; le reste est néopalléal.

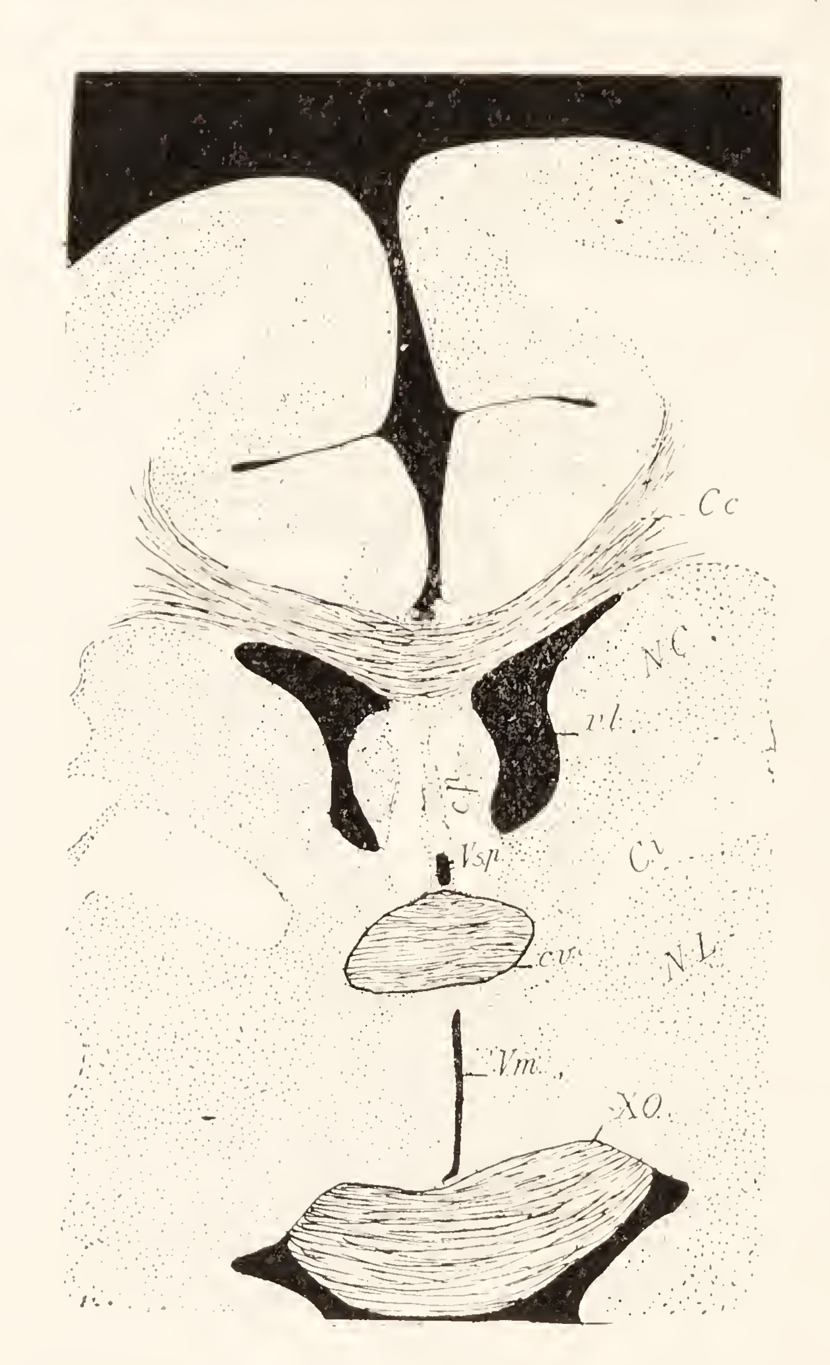


Fig. 72. — Coupe coronale du cerveau au niveau de la commissure ventrale et du chiasma optique chez un *Macacus cynomolgus* L. (nº 1912-298) — *C. c.*, corps calleux ; *c. p.*, corps paraterminal présentant très nettement encore sa structure ganglionnaire ; *V. s. p.*, ventricule du *septum pellucidum* ; *v. l.*, ventricule latéral ou télencéphalique ; *c. v.*, commissure ventrale ; N. C., noyau caudé ; C. *i.*, capsule interne ; N. L., noyau lenticulaire ; V. *m.*, ventricule moyen ; X. O., *chiasma opticum*. G. N. × 4.

Il s'ensuit que l'ensemble constitué par le *sulcus arcuatus* (moins la *fissura prima*) et la *fissura serotina*, laquelle correspond exactement au *sulcus parolfactorius anterior*, continuation de la rhinale antérieure sur la face mésiale, représente la fissure de l'hippocampe de l'adulte développée seulement

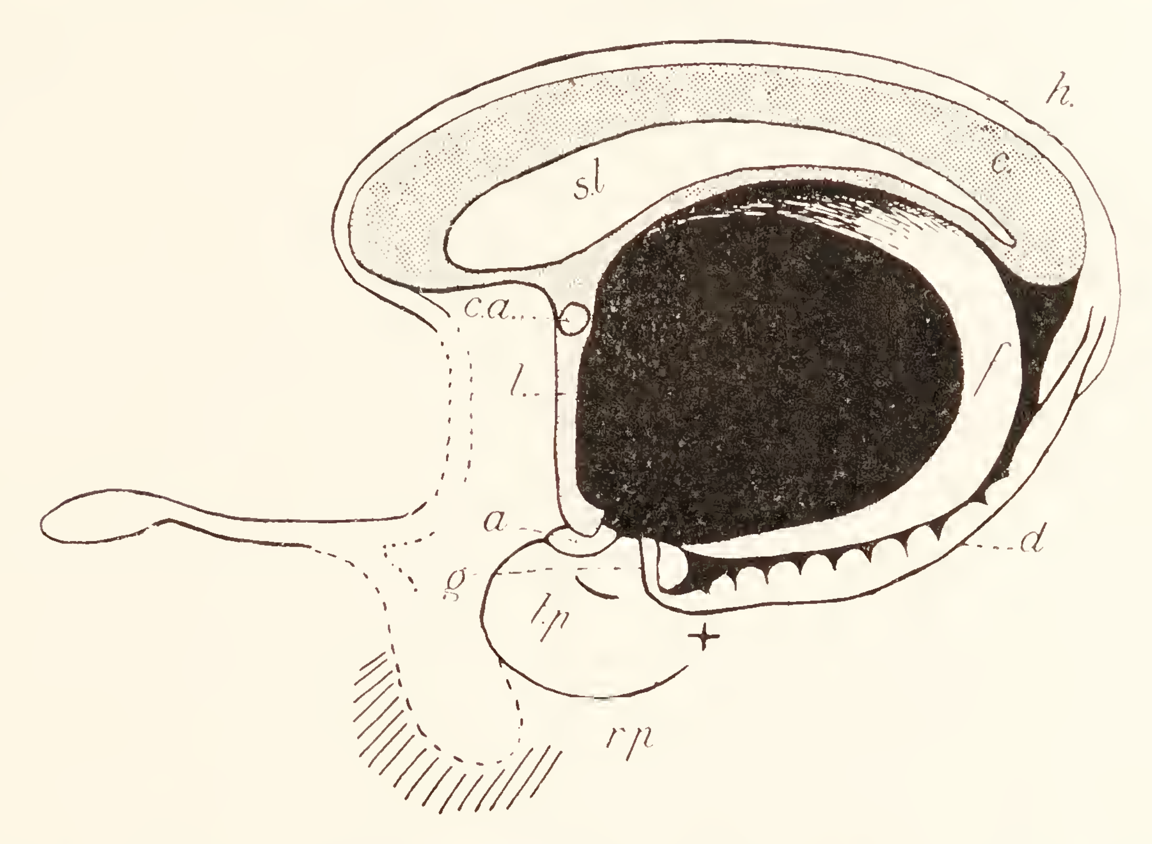


Fig. 73. — Schéma du rhinencéphale chez l'Homme. — *h.*, hippocampe avec peut-être, *gyrus dentatus* dans la région supra-commissurale. ; *d.*, *gyrus dentatus* ; *f.*, *fornix* ; +, pli néobasal ; *s. l.*, *septum pellucidum* ; *c.*, corps calleux ; *c. a.*, commissure antérieure ou ventrale ; *l.*, *lamina terminalis* ; *a*, *gyrus lunaris* ; *g*, *frenulum* de Giacomini ; *r. p.*, rhinale postérieure. Le territoire de l'*insula*, ramené sur le plan de la figure, est marqué en hachures.

à ce moment dans sa région antérieure. Le *sulcus arcuatus* fait déjà à l'intérieur du ventricule une saillie qui est l'ébauche de la corne d'Ammon.

La *fissura prima*, qui correspond chez l'adulte au *sulcus parolfactorius posterior*, divise le rhinencéphale primitif en deux régions : 1° une antérieure, qui répond : d'une part au bulbe olfactif (celui-ci regarde à ce moment directement en bas par son extrémité ; de plus, il est creusé d'une cavité communiquant avec celle du ventricule télencéphalique ; plus tard, l'extrémité du bulbe olfactif se relèvera et sa cavité

se comblera chez l'Homme et les autres microsmatiques, alors qu'elle persistera chez les macrosmatiques); d'autre part, aux *tractus olfactori* et aux *gyri* qui les accompagnent ; 2° une postérieure où, de haut en bas, on peut distinguer deux zones: l'aire choroïdienne (*a. ch.*), qui donnera le *septum pellucidum*; l'aire trapézoïde (*a. t.*), qui deviendra le reste de l'aire précommissurale de l'adulte avec en bas la partie réfléchie du tubercule olfactif et plus haut le *gyrus subcallosus*, continuation sur la face mésiale de la bandelette de Broca (1). En somme, en se reportant aux dispositions du Mammifère adulte, on voit, sur la face mésiale, la *fissura prima* (*sulcus parolfactorius posterior*) séparer le *tractus* et le *gyrus olfactorii mesiales* du tubercule olfactif et la *fissura serotina* (*sulcus parolfactorius anterior*) séparer le *tractus* et le *gyrus olfactorii mesiales* du neopallium ; la partie comprise entre ces deux sillons est le lobe olfactif antérieur de l'embryologie.

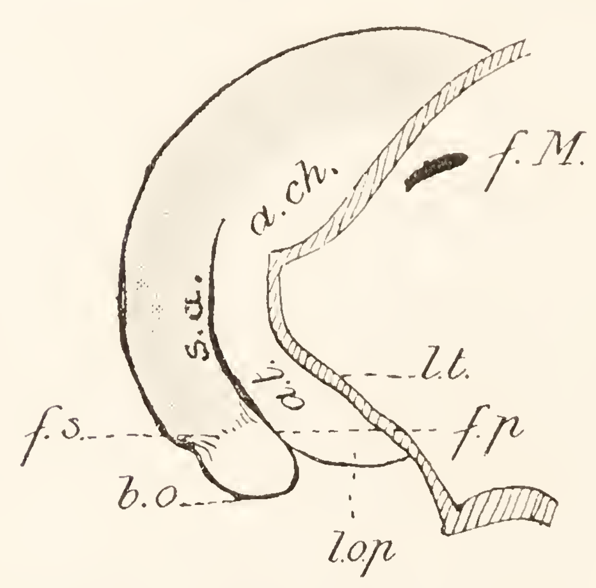


Fig. 71. — Face mésiale droite du cerveau chez un embryon humain de cinq semaines. — *b. o.*, bulbe olfactif ; *l. o. p.*, lobe olfactif postérieur ; *l. t.*, *lamina terminalis* ; *f. M.*, *foramen* de Monro ; *f. p.*, *fissura prima* ; *f. s.* *fissure serotina* ; *s. a.*, *sulcus arcuatus* ; *a. t.*, aire trapézoïde ; *a. ch.*, aire choroïdienne. Le futur neopallium est en grisé. (D'après W. His.)

Un peu plus tard, vers sept semaines et demie, le *sulcus arcuatus* s'est étendu en arrière, parvenant jusqu'en un point qui correspond à l'extrémité antérieure du lobe temporal, lequel s'est déplacé de plus en plus en avant du fait de l'accentuation de la flexion télencéphalique. De plus, au-dessous de

(1) Je rappelle que, dans la description du rhinencéphale de l'adulte, je l'ai divisé autrement, en deux parties, antérieure et postérieure, et que j'ai fourni à ce moment les raisons qui m'ont fait, pour cette étude d'anatomie comparée, ne pas adopter le mode de division des embryologistes. (Voir p. 128.)

lui, et dans sa région postérieure, s'est formé le sillon choroïdien (*s. ch.*), future fente de Bichat (Voir fig. 75).

Toute la partie située entre la partie postérieure du *sulcus arcuatus* et le sillon choroïdien est le pli marginal de SCHMIDT; il représente la partie postérieure de la *pars limbica* du rhinencéphale (hippocampe et *gyrus dentatus*).

Vers le troisième et le quatrième mois de la vie intra-utérine, les aires choroïdiennes, dans leurs régions les moins périphériques d'une part et dans leurs parties les plus antérieures seulement se soudent d'un hémisphère à l'autre, en même temps que le corps calleux et le *psalterium* logés à l'intérieur de la *lamina terminalis* prennent un très grand développement. Il convient de remarquer que cette soudure, qui se fait chez la plupart des Mammifères suivant toute la surface des zones en contact, ne se fait chez l'Homme et aussi, semble-t-il, chez les Singes (Voir *Macacus cynomolgus* L., fig. 72), que suivant la marge de celles-ci, de telle sorte qu'entre les deux zones soudées reste une cavité qu'isole complètement la *copula*, et, à laquelle on donne le nom de cinquième ventricule, bien qu'elle n'ait aucun rapport, comme je l'ai dit, avec les ventricules épendymaires. Ainsi s'isole, par rapport au reste du pallium, le corps paraterminal (*septum pellucidum*).

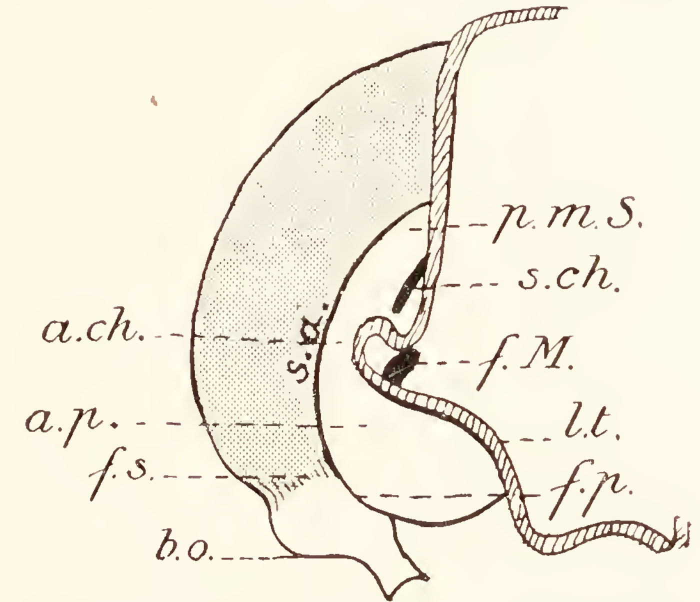


Fig. 75. — Face mésiale droite du cerveau chez un embryon humain de sept semaines et demi. — *s. ch.*, sillon choroïdien ; *p. m.* S., pli marginal de Schmidt. Pour la signification des autres lettres, voir la légende de la figure 74. Le futur neopallium est en grisé. (D'après W. HIS.)

A cette époque et pendant assez longtemps encore, on voit,

à la face mésiale du cerveau un rhinencéphale limbique développé comme celui d'un Marsupial (Voir fig. 77). Par la suite, et du fait de l'augmentation du corps calleux qui exprime le développement progressif du neopallium, ce rhinencéphale limbique s'étirera en quelque sorte dans la région supra-commissurale et se réduira à l'*indusium* avec ses *tractus* médians et latéraux.

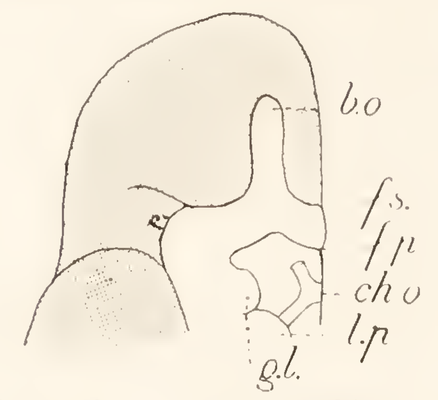


Fig. 76. — Face inférieure (partie antérieure) d'un hémisphère droit humain au quatrième mois de la vie intra-utérine. — *b. o.*, bulbe olfactif ; *f. s.*, *fissura serotina* ; *f. p.*, *fissura prima*; *ch. o.*, *chiasma opticum*; *l. p.*, *lobus piriformis* ; *g. l.*, *gyrus lunaris* ; *r.*, scissure rhinale. Le neopallium est en grisé. G. N. (Imitée de G. Retzius.)

En raison de la forme acquise par le télencéphale chez l'Homme, l'extrémité antérieure du lobe piriforme se recourbe et se déjette en dedans, ainsi que l'a bien montré Mutel (1) ; c'est à ce processus qu'est due l'apparence particulière que prend l'extrémité antérieure du *gyrus dentatus* (bandelette ou *frenulum* de Giacomini) (Voir fig. 78).

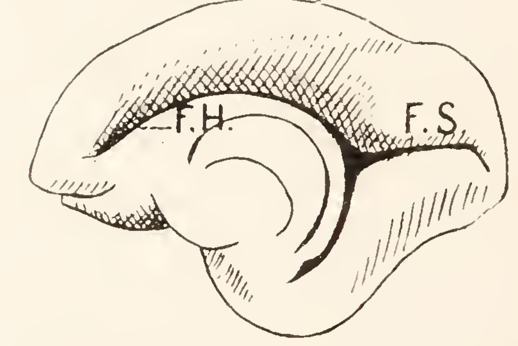


Fig. 77. — Face mésiale d'un hémisphère droit de fœtus de *Cebus* (n° 1900-402.) — F. H., *fissura hippocampi* ; F. S., fosse striée. G. N. × 2.

Sur la face externe de l'hémisphère, le premier sillon que l'on voit se développer est la scissure rhinale, limite du rhinencéphale avec le neopallium. Elle se développe d'abord en avant. Au niveau de son point de coudure, sur le *gyrus olfactorius lateralis* se creuse un petit sillon transversal dont la *pseudosylvia* sur le neopallium continuera la direction, c'est l'*incisura olfactoria*. Chez les Singes et chez l'Homme, où le rhinencéphale basal est très régressé, les rhinales et l'*incisura olfactoria* disparaissent bientôt ; la place de ces dernières ne peut même plus se deviner dans le limen de l'*insula*.

(1) M. Mutel, *loc. cit.* page 187 à 193.

V. — La structure du cortex rhinencéphalique.

C'est surtout chez l'Homme que la structure du cortex rhinencéphalique a été bien étudiée.

1° Structure du bulbe olfactif (Voir fig. 79). — Le bulbe olfactif est assimilable à une circonvolution : il est constitué d'un cortex avec substance blanche sous-jacente, celle-ci en rapport avec la membrane épendymaire qui tapisse un diverticule de la cavité du même nom (diverticule du ventricule latéral). On sait que, chez les microsmatiques, l'Homme par exemple, cette cavité du bulbe olfactif se comble ultérieurement.

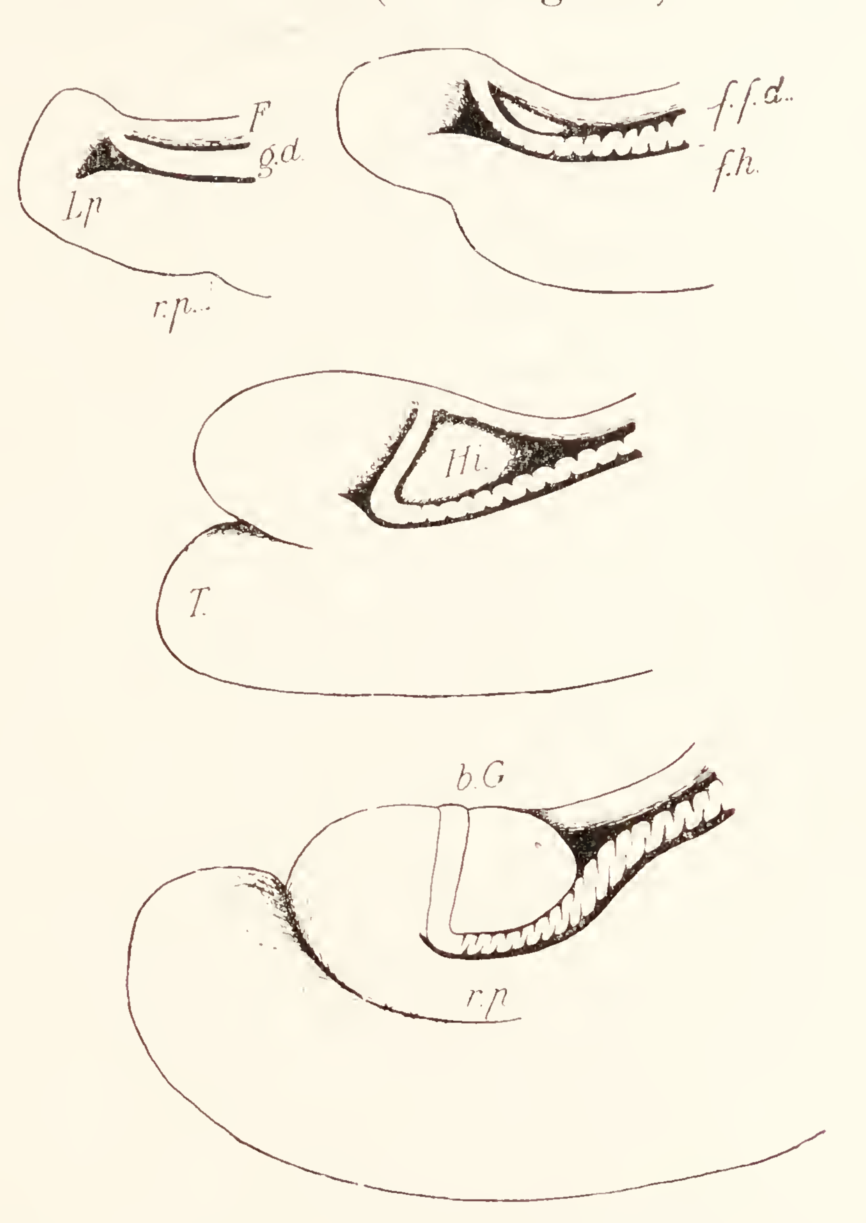


Fig. 78. — Le développement de l'uncus hippocampien chez l'Homme. — L. *p.*, lobe piriforme ; F., *fornix* ; *g. d.*, *gyrus dentatus* ; *r. p.*, rhinale postérieure ; *f. f. d.*, *fissura fimbrio-dentata* ; *f. h.*, *fissura hippocampi* ; H. *i.*, hippocampe inverti (*gyrus intralimbicus*) ; *b.* G., bandelette de Giacomini ; T., pôle temporal. (Imité de M. Mutel.)

Le cortex très épais de la face ventrale du bulbe l'est beaucoup moins à sa face dorsale, et cela surtout chez les microsmatiques.

Ceci tient à ce qu'à la face ventrale seulement il se complique de deux couches superficielles (couche fibrillaire péri-

phérique, couche glomérulaire), qui ne sont pas représentées dans les autres régions du cortex rhinencéphalique.

On distingue donc, au lieu de trois, toujours réductibles à deux, cinq couches dans le cortex ventral du bulbe olfactif :

Couches surajoutées à la face ventrale du bulbe........	Couche fibrillaire périphérique. Couche glomérulaire.
Couches corticales normales.	Couche moléculaire plexiforme. Couche des cellules pyramidales (mitrales). Couche des cellules polymorphes plus ou moins mélangée, à ses niveaux les plus profonds, à la substance blanche sous-jacente.

Les cellules réceptrices des sensations olfactives sont situées dans la membrane nasale ; leurs prolongements protoplasmiques, représentés par six à huit cils par cellule et qui aboutissent à une petite vésicule (provenant de la transformation du centrosome) d'où part une tige commune, constituent les extrémités sensibles (1) ; leur prolongement cylindraxile va rejoindre le bulbe après avoir passé par les orifices de la lame criblée (*l. c.*) de l'ethmoïde ; la réunion de plusieurs cylindraxes passant par le même trou de la lame criblée constitue un nerf olfactif.

a. *Couche fibrillaire périphérique* (*c. f.*). — Elle est constituée par les cylindraxes dépourvus de myéline des cellules olfactives de la membrane nasale. On y voit aussi de nombreuses et volumineuses cellules névrogliques ainsi que des fibres névrogliques.

b. *Couche glomérulaire* (*c. g.*). — Elle est constituée de petits îlots arrondis ou ovoïdes entourés et pénétrés de capillaires sanguins, les glomérules olfactifs, où les cylindraxes variqueux très ramifiés (et dont chaque branche se termine par un petit renflement) des cellules olfactives s'articulent

(1) Voir O. VAN DER STRICHT : Le neuro-épithelium olfactif et sa membrane limitante interne (*Mém. Acad. Roy. de méd. de Belgique*, t. XX, f. 2, 1909).

avec les dendrites des cellules mitrales et des cellules à houppette de Cajal sous-jacentes. A l'intérieur et au pourtour des glomérules sont de très petits neurones appelés grains externes ou superficiels ; leurs dendrites proviennent de la surface et des zones périphériques des glomérules ; leur cylindraxe se termine dans les glomérules. Peut-être ces neurones constituent-ils des voies d'association entre les glomérules olfactifs.

c. *Couche moléculaire* (*c. m.*). — On y trouve les trames dendritiques des cellules mitrales et des grains internes que nous rencontrerons plus loin, les arborisations provenant des grains externes et, enfin, les cellules à houppette de Cajal avec également leurs trames dendritiques, cellules fusiformes qui, se comportant comme des mitrales, peuvent être considérées comme de petites cellules mitrales égarées.

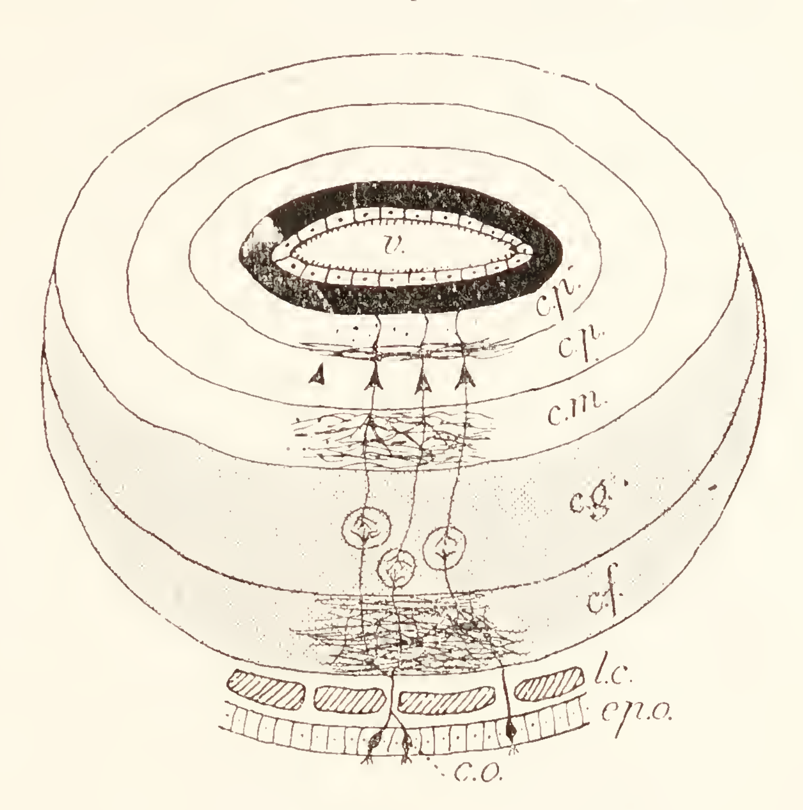


Fig. 79. — Structure du bulbe olfactif (coupe transversale schématique). — *ep. o.*, épithelium olfactif avec cellules olfactives, *c. o.* ; *l. c.*, lame criblée de l'ethmoïde ; *c. f.*, couche fibrillaire périphérique ; *c. g.*, couche des glomérules ; *c. m.*, couche moléculaire ; *c. p.*, couches des cellules pyramidales (mitrales) ; *c. p'.*, couche des cellules polymorphes ; *v.*, cavité en continuité avec le ventricule latéral chez les macrosmatiques, comblée chez les microsmatiques. La substance blanche est en noir ; le cortex particulier, et comme surajouté, au bulbe olfactif est en grisé ; l'os (ethmoïde) est en hachures.

d. *Couche des cellules pyramidales* (*c. p.*). — La forme particulière des cellules pyramidales du bulbe olfactif, leur a fait donner le nom de mitrales ; par rapport aux cellules pyramidales des autres régions du cortex, on peut dire qu'elles sont inversées, c'est-à-dire que leur pointe est tournée vers la pro-

fondeur et leur base vers la surface, cette pointe donnant naissance au cylindraxe, qui, dans les autres cellules pyramidales, part de la base ; les prolongements dendritiques des cellules mitrales les abordent à leur base et à leurs angles latéraux; leurs cylindraxes déterminent avec ceux des cellules à houppette situées dans la couche moléculaire un léger plexus auquel on donne parfois le nom de couche moléculaire interne.

A la base, cette couche se transforme en une :

e. *Couche des cellules polymorphes ou couche des grains* (grains internes), le plus souvent distinguée comme formant une couche particulière. Celle-ci est constituée d'une trame de substance blanche composée de fibres à myéline à direction antéro-postérieure ; parmi ces fibres, les unes sont efférentes par rapport au bulbe olfactif ; ce sont les cylindraxes des cellules mitrales et des cellules à houppette de la couche moléculaire ; les autres sont afférentes, cylindraxes de cellules situées dans des centres peu éloignés et qui viennent s'arboriser autour des grains. Dans cette trame, on rencontre deux sortes de cellules : α. les grains internes ; β. des cellules du type II de Golgi (1), de forme étoilée, dont le cylindraxe se termine le plus souvent dans la couche moléculaire. Les grains sont des éléments sphériques, polyédriques ou triangulaires dépourvus de cylindraxe (au moins en apparence), comme les cellules amacrines de Cajal dans la rétine et les cellules du noyau moteur accessoire du trijumeau dans le mésencéphale, mais dont le pôle cylindraxile est représenté par la surface opposée à celle où arrive l'appareil dendritique, et dont les dendrites, le plus souvent, débutent dans la zone moléculaire, où ils sont en connexion avec les dendrites latéraux des cellules mitrales et ceux des cellules à houppette

(1) Cellules à cylindraxe court.

(Voir WEBER dans la dernière édition du *Traité d'Anatomie* de P. POIRIER et A. CHARPY, p. 601).

Vient enfin la substance blanche, plus ou moins confondu avec la couche précédente, et où passent les cylindraxes des cellules mitrales et des cellules à houppette de CAJAL.

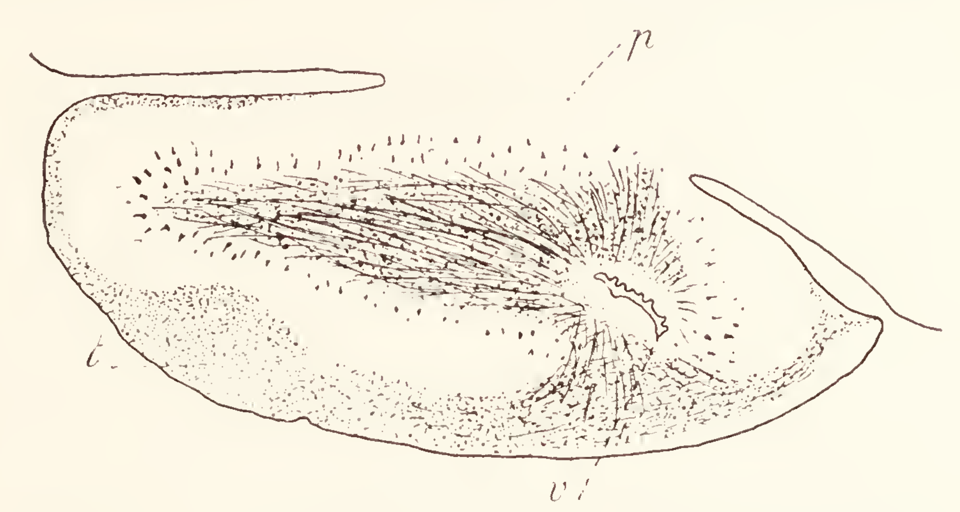


Fig. 80. — Coupe transversale du pédoncule olfactif droit chez une Brebis (n° 1924-74). — *t.*, *tractus* ; *p.*, cellules pyramidales (mitrales) ; *v.*, ventricule olfactif. Entre les cellules pyramidales et le ventricule olfactif est la couche de substance blanche. G. N. × 8 environ.

Le bulbe olfactif accessoire contient, d'après CAJAL, des cellules pyramidales dont la forme est triangulaire ou étoilée ; leurs cylindraxes entrent dans la composition du tractus *olfactorius lateralis* et se dirigent vraisemblablement aussi par cette voie vers le cortex hippocampien.

2° STRUCTURE DES GYRI OLFACTORII. — Si l'on fait une coupe du pédoncule olfactif, on le voit ainsi constitué (Voir fig. 80 et 81) :



Fig. 81. — Coupe transversale du pédoncule olfactif droit chez un *Macacus cynomolgus* L. ♀ (n° 1924-341). — *t.*, tractus ; *p.*, cellules pyramidales (mitrales). Il n'existe pas de ventricule olfactif. G. N. × 11 environ.

Dans la région ventrale domine la substance blanche représentant les *tractus olfactorii*, surtout constitués des cylindraxes des cellules mitrales. Dans les régions dorsale et latérale domine la substance grise représentant les *gyri olfactorii* ; au centre, et entourant la cavité épendymaire libre ou comblée, est encore de la substance blanche, principa-

lement constituée par les cylindraxes des cellules à houppette.

La substance grise du pédoncule olfactif est peu particulière quant à sa structure : ses cellules pyramidales sont en rapport avec les collatérales des cylindraxes constituant les *tractus olfactorii*.

3° Structure du tubercule olfactif. — Bien que correspondant à la tête du noyau caudé, le tubercule olfactif possède une écorce qui lui est propre. Celle-ci a été bien étudiée par Calleja (1) chez l'Homme où le tubercule olfactif est particulièrement réduit. On y trouve les trois couches habituelles du cortex cérébral.

Nous ne nous arrêterons pas à sa description et dirons seulement que la substance blanche sous-jacente est constituée des cylindraxes des cellules pyramidales qui s'y trouvent ; elle se continue avec les faisceaux de celle qui traverse la partie inférieure du corps strié.

Le cortex du tubercule olfactif manque chez les Cétacés anosmatiques, ce qui fait considérer : 1° que le tubercule olfactif de ces animaux n'est, à vrai dire, qu'une apparence ; 2° que le tubercule olfactif envisagé quant au cortex qui lui est propre est par essence un organe vraiment olfactif.

4° Structure de l'hippocampe. — Le cortex hippocampien devant être considéré comme le type du cortex rhinencéphalique, on doit le décrire avec un certain détail (Voir fig. 62 et 82).

Rappelons ce que nous avons dit plus haut, à savoir que l'hippocampe est caractérisé au point de vue structural et par rapport au neopallium : 1° par la complication de sa couche moléculaire contenant une très grande variété d'éléments cellulaires et de nombreux plexus ; 2° par la simplifi-

(1) Calleja, *La region olfactoria del cerebro*, Madrid, 1894.

cation de sa couche des cellules pyramidales, cependant constituée d'éléments très volumineux.

α. COUCHE MOLÉCULAIRE. — Elle peut se subdiviser en trois assises :

1° *Couche moléculaire proprement dite* (*stratum moleculare*), qui contient, outre les filaments originels des prolongements protoplasmiques des cellules pyramidales (avec lesquels s'articulent les cylindraxes du *troctus olfactorius lateralis*), des cellules fusiformes du type de CAJAL (cellules dont le cylindraxe naissant d'un dendrite se divise presqu'aussitôt son point de départ) et des cellules étoilées du type II de GOLGI ; les deux sortes de prolongements de ces cellules sont généralement parallèles à la surface, au voisinage de laquelle ils viennent constituer avec les filaments originels des prolongements protoplasmiques des cellules pyramidales un important plexus (*lamina medullaris*).

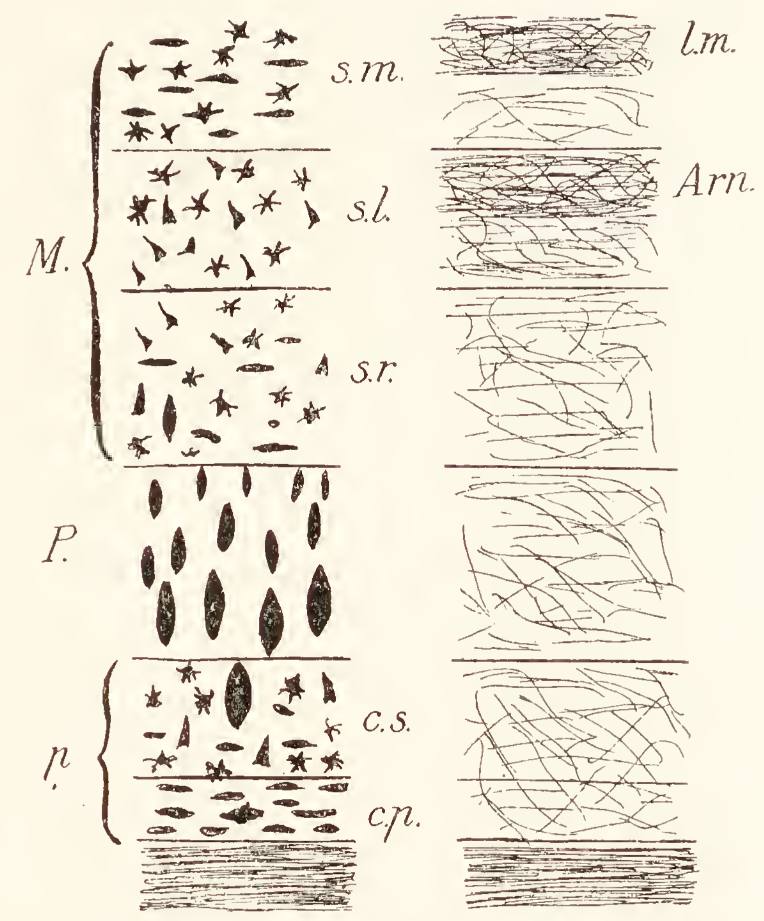


Fig. 82. — Schéma pour indiquer la structure de l'Hippocampe chez l'Homme. A gauche, les couches de cellules, à droite les couches de fibres. — M., couche moléculaire ; s. m., *stratum moleculare* ; s. l., *stratum lacunosum* ; s. r., *stratum radiatum* ; P., couche des cellules pyramidales ; *p.*, couche des cellules polymorphes ; *c. s.*, couche superficielle des cellules polymorphes ; *c. p.*, couche profonde des cellules polymorphes ; *l. m.*, *lamina medullaris* ; Arn., substance réticulée d'Arnold.

2° *Stratum lacunosum* ou *stratum medullare medium*, qui contient, outre les prolongements protoplasmiques des cellules pyramidales venant du *stratum moleculare*, des

cellules de forme triangulaire ou étoilée. Les dendrites de ces cellules sont les uns descendants et proviennent des confins du *stratum moleculare*, les autres ascendants, venant de la couche des cellules polymorphes; leurs cylindraxes plus ou moins horizontaux atteignent par leurs ramifications le *stratum moleculare*. Ce sont les fibres de cette couche qui constituent le deuxième plexus de fibres de l'hippocampe (substance réticulée d'ARNOLD).

3° *Stratum radiatum*, qui contient d'abord les prolongements protoplasmiques des cellules pyramidales provenant des couches plus superficielles, puis des cellules égarées du *stratum lacunosum* et de la couche des cellules pyramidales ; enfin des éléments propres qui sont de deux sortes : *a.* des cellules étoilées et triangulaires du type II de GOLGI ; leur cylindraxe, ascendant, se termine soit dans la couche même, soit dans la *stratum lacunosum*, et leurs dendrites, venant de la profondeur, prennent quelquefois leur origine jusque dans la couche des cellules polymorphes ; *b.* des cellules fusiformes ou triangulaires à cylindraxe descendant qui va dans la couche des cellules pyramidales ou même dans celle des cellules polymorphes. Ce sont les fibres de cette couche qui constituent le troisième feutrage de fibres de l'hippocampe.

β. COUCHE DES CELLULES PYRAMIDALES. — Ces cellules grossissent en allant de la superficie à la profondeur ; leur corps est fusiforme ou ovalaire et a deux sortes de dendrites, l'un descendant et qui peut provenir des confins du *stratum moleculare*, et les autres ascendants, qui viennent de la couche des cellules polymorphes. Leur cylindraxe va jusqu'à l'*alveus*, y donnant quelquefois une branche collatérale qui contribue probablement à constituer le *psalterium*. Les fibres de cette couche forment le quatrième feutrage ou plexus de fibres de l'hippocampe.

γ. Couche des cellules polymorphes ou *stratum oriens*. — Cajal y distingue deux couches :

1° *Couche superficielle* ou zone plexiforme, qui contient les dendrites ascendant ainsi que les collatérales des cylindraxes des cellules pyramidales. Ces fibres constituent le cinquième feutrage de fibres de l'hippocampe. La couche superficielle contient, en outre, trois sortes de cellules : *a.* cellules pyramidales égarées ; *b.* grandes cellules étoilées du type II de Golgi ; leur cylindraxe est horizontal, volumineux, atteignant la couche des cellules pyramidales ; leurs dendrites sont, les uns descendants (pouvant provenir même de la couche moléculaire), les autres ascendants (suivant un trajet parallèle à l'*alveus*) ; *c.* cellules fusiformes et triangulaires à cylindraxe ascendant ; leurs dendrites ramifiés proviennent du voisinage de l'*alveus*, où ils sont en connexion avec les collatérales des cylindraxes des cellules précédentes ; leur cylindraxe tantôt s'arborise dans le *stratum moleculare*, tantôt, après être remonté au delà de la couche des cellules pyramidales, se recourbe et redescend dans cette couche (ou même jusque dans le *stratum oriens*), formant un feutrage qui entoure le corps des cellules pyramidales.

2° *Couche profonde*, renfermant des cellules fusiformes dont quelques-unes s'égarent dans l'*alveus* ; leurs dendrites prennent naissance dans l'*alveus*, et leur cylindraxe est ascendant, pouvant remonter jusqu'au *stratum moleculare*, ou horizontal.

L'hippocampe présente dans la région où il est en rapport avec le *gyrus dentatus*, comme greffé à sa surface (hile du *gyrus dentatus*), des particularités de structure qui méritent d'être indiquées : 1° la couche moléculaire sur laquelle s'applique immédiatement la couche inférieure (couche des cellules polymorphes) du *gyrus dentatus* est simplifiée ; 2° les cellules pyramidales ont des dimensions gigantesques ; leur

panache dendritique est court, épais et hérissé de petits amas protoplasmiques, et ses ramifications sont en rapport avec les cilyndraxes qui proviennent des grains du *gyrus dentatus* (*fibres moussues*) ; leur cylindraxe, qui se rend directement à la *fimbria*, émet dans son trajet deux ou trois collatérales ascendantes.

5° Structure du lobe piriforme. — La région du lobe piriforme qui fait passage du cortex hippocampien au cortex néopalléal est surtout caractérisée : 1° par l'épaisseur de sa couche plexiforme superficielle, où se trouvent, très nombreuses, les fibres à myéline du *tractus olfactorius lateralis* ; 2° par l'aspect particulier de ses cellules pyramidales, dont les prolongements protoplasmiques forment des houppes caractéristiques ; 3° par la présence de cellules polymorphes géantes dont les cylindraxes vont au *fornix*.

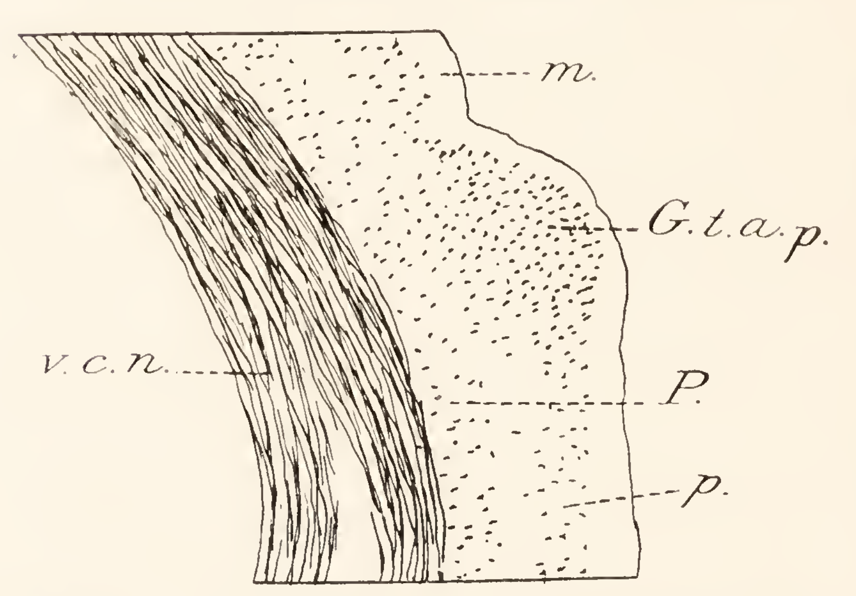


Fig. 83. — Coupe transversale du *gyrus transversus areae piriformis* chez le Lion (*Felis leo* L., n° 1911-328). — G. *t. a. p.*, *gyrus transversus areae piriformis* ; *v. c. n.*, voies conductrices néopalléales ; *m.*, couche plexiforme superficielle ; *p.*, cellules pyramidales de la première couche (superficielles) ; P., cellules pyramidales de la deuxième couche (profondes). G. N. × 6 environ. (D'après R. Anthony et F. Coupin.)

C'est au lobe piriforme qu'il convient de rattacher le *gyrus transversus areae piriformis*, dont j'ai parlé plus haut (Voir p. 138 et 139). Par rapport au reste du lobe piriforme, il est caractérisé par l'amincissement de sa couche plexiforme superficielle, ainsi que par l'abondance de ses cellules pyramidales les plus superficielles (Voir fig. 83).

6° STRUCTURE DU GYRUS DENTATUS. — α. *Couche moléculaire.* — Elle est constituée : *a.* des arborisations protoplasmiques des grains ; *b.* d'un plexus de fibres tangentielles (*stratum marginale* de MEYNERT), qui proviennent principalement : 1° des ramifications cylindraxiles des cellules du type II de GOLGI existant dans cette couche ; 2° des collatérales cylindraxiles des grains égarés dans cette couche ; 3° des ramifications terminales des axones des cellules à cylindraxes ascendant de la couche des cellules polymorphes ; 4° des ramifications cylindraxiles terminales des cellules du type II de GOLGI de la couche des cellules polymorphes ; 5° des collatérales et des terminales cylindraxiles provenant de l'*alveus* et qui ont traversé la région correspondante de l'hippocampe ; *c.* de grains égarés ; *d.* de cellules du type II de GOLGI dont les superficielles sont petites, piriformes, ovoïdes ou fusiformes, leurs dendrites et leur court cylindraxe s'arborisant dans la couche moléculaire même, et les profondes plus volumineuses, triangulaires, étoilées, leur cylindraxe s'arborisant dans la couche moléculaire et leurs dendrites provenant généralement de la couche des cellules polymorphes (Voir fig. 84, dans la planche de la page 259).

β. *Couche des cellules pyramidales* ou *stratum granulosum*, couche des grains ou cellules ovoïdes. Elle est composée de plusieurs rangées de cellules arrondies ou ovoïdes, dont le panache protoplasmique épineux prend naissance dans la couche moléculaire ; leur cylindraxe est descendant ; il traverse la couche des cellules polymorphes, où il abandonne de nombreuses collatérales, puis la couche moléculaire de l'hippocampe sous-jacent. Arrivé dans la couche des cellules pyramidales hippocampiennes, il se coude à angle droit, présentant ici un aspect variqueux (fibres moussues) et constituant par places des sortes de rosaces qui se mettent

en rapport avec les arborisations protoplasmiques des cellules pyramidales hippocampiennes. Pour les uns (CAJAL), les cylindraxes des grains se limitent à ce rôle associatif ; pour d'autres (SALA), une branche au moins du cylindraxe se rendrait au *fornix* (Voir fig. 85).

γ. *Couche des cellules polymorphes*. — Elle contient trois sortes de cellules : *a*. des cellules à cylindraxe ascendant correspondant aux cellules à cylindraxe arqué du *stratum oriens* hippocampien. Celles de la zone superficielle de cette couche sont pyramidales ou étoilées, souvent mélangées aux grains; leurs dendrites peuvent provenir de la couche moléculaire ; leur cylindraxe traverse le *stratum granulosum*, puis, se recourbant brusquement dans la couche moléculaire, peut être suivi longuement au-dessus du *stratum granulosum* (plexus supragranulaire) ; dans son trajet horizontal, il fournit des collatérales descendantes qui viennent s'arboriser autour des grains de la moitié la plus superficielle du *stratum granulosum* (plexus intergranulaire de CAJAL). Celles de la zone moyenne de la couche sont de formes très variées ; leurs dendrites viennent en général de la couche elle-même ; leur cylindraxe remonte jusqu'à la couche moléculaire, mais ses branches entrant dans la constitution du plexus intergranulaire contournent surtout les grains des couches profondes du *stratum granulosum* ; *b*. des cellules à cylindraxe descendant ; elles sont localisées dans les couches moyennes et profondes de la couche des cellules polymorphes ; elles sont étoilées et fusiformes; leurs dendrites, épineux pour les cellules étoilées, lisses pour les cellules fusiformes, généralement horizontaux, prennent leur origine dans l'épaisseur même de la couche des cellules polymorphes ; leur cylindraxe se continue par une fibre à myéline de l'*alveus* ; *c*. des cellules du type II de GOLGI ; on les trouve dans toute l'épaisseur de la couche ;

elles sont étoilées ; quelques-uns de leurs dendrites proviennent des confins de la couche moléculaire ; leur cylindraxe se perd dans la couche même.

7° Structure de l'indusium du corps calleux. — L'*indusium* du corps calleux est la continuation en surface du *gyrus callosus*, partie du neopallium. Lorsque le *gyrus callosus* s'amincit pour devenir l'*indusium*, cet amincissement se fait surtout aux dépens de la couche des grandes cellules pyramidales, de telle sorte que, lorsque l'on est proche de la ligne médiane, cette couche a complètement disparu, et la couche des petites cellules pyramidales se trouve être à peu près confondue avec la couche des cellules polymorphes.

On distingue donc deux couches dans l'*indusium* du corps calleux :

α. *Couche moléculaire*, constituée de dendrites qui forment un plexus de fibres tangentielles, où l'on rencontre de rares éléments fusiformes.

β. *Couche des cellules pyramidales*, constituée par la couche des cellules pyramidales (petites cellules pyramidales seulement) et la couche des cellules polymorphes confondues, la seconde semblant réduite à peu près à rien. Cette couche est composée de cellules ovoïdes ou fusiformes à grand axe vertical, dont le volume augmente de haut en bas; leurs dendrites prennent naissance, comme ceux de toutes les cellules pyramidales, dans la couche moléculaire ; leurs cylindraxes viennent constituer la substance blanche sous-jacente, dont les *tractus* blancs de Lancisi (Voir p. 190) sont des épaississements particuliers (Voir fig. 57).

8° Structure du corps paraterminal. — Chez les

Euthériens où le corps paraterminal est peu régressé et où il n'existe pas de ventricule de la cloison (Souris, Lapin, Cochon, Chat, Chien, etc.), le cortex de cette région a à peu près la même épaisseur que celui des autres régions télencéphaliques ; ses cellules pyramidales sont très nombreuses et se distinguent seulement par l'absence de stratification.

Chez les autres Euthériens, et en particulier chez l'Homme, je me bornerai à rappeler que les trois couches fondamentales du *septum pellucidum* sont ainsi constituées :

α. *Couche moléculaire.* — Elle est représentée par une couche mince de fibres tangentielles.

β. *Couche des cellules pyramidales.* — Elle est surtout épaisse au niveau de la base (vestige du ganglion de la cloison) ; la façon dont se comportent les prolongements de ces cellules est encore mal connue.

γ. *Couche des cellules polymorphes.* — Elle est extrêmement réduite.

La substance blanche sous-jacente en contact avec le ventricule latéral est constituée de fibres à myéline ici comme partout.

VI. — Le système conducteur du rhinencéphale et le trajet des voies olfactives.

Le système conducteur du rhinencéphale comprend d'abord les faisceaux de fibres blanches que nous avons déjà décrits avec la *pars basalis*, ne pouvant aisément les abstraire de cette dernière : *tractus olfactorius lateralis*, *tractus olfactorius medius*, *tractus olfactorius mesialis* (Voir p. 130, 131 et 132).

Il comprend, en outre, un certain nombre de parties se rattachant à la *pars limbica* et que nous allons maintenant décrire. Ce sont :

1° L'*alveus* ;

2° Le *fornix* ;

3° Le *tractus medialis Lancisii*;

4° Les commissures (commissure dorsale ou hippocampienne, commissure ventrale) ;

5° Le *taenia semi-circularis* (à la limite du cerveau intermédiaire).

1. — Alveus.

L'*alveus* est la couche de substance blanche, la couche profonde par conséquent, du rhinencéphale limbique et de

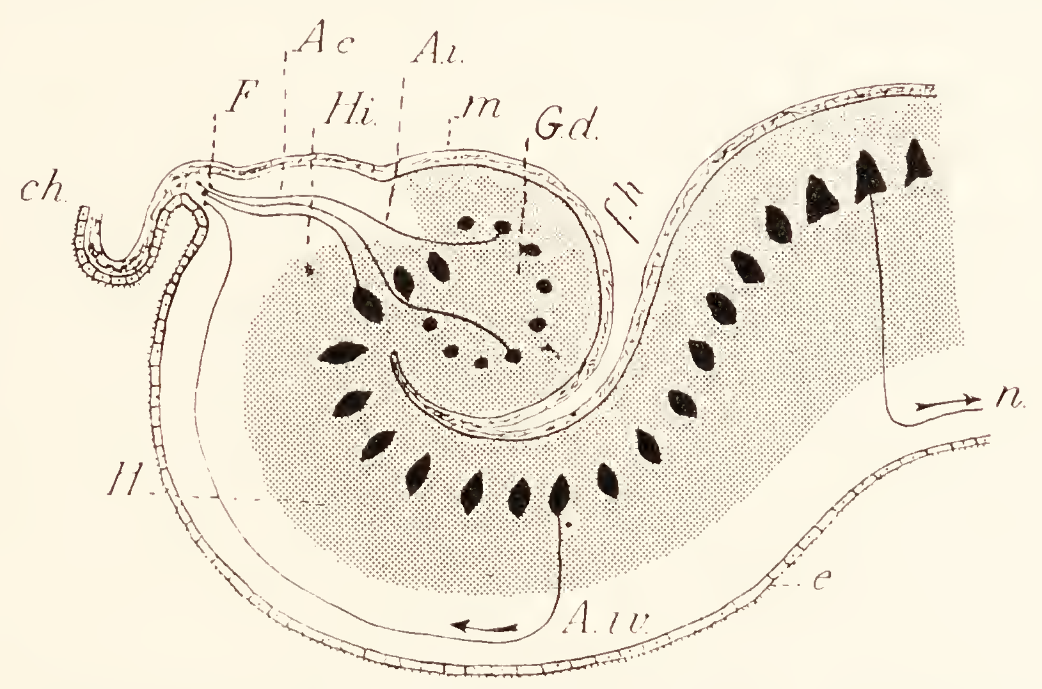


Fig. 85. — Schéma de l'*alveus*. — H., hippocampe ; H. *i.*, hippocampe inverti ; *f. h.*, *fissura hippocampi* ; G. *d.*, *gyrus dentatus* ; F., *fornix* ; A. *iv.*, *alveus* intraventriculaire ; A. *e.*, *alveus* extraventriculaire ; A. *i.*, *alveus inclus* ; *n.*, voie de conduction néopalléale ; *e.*, épendyme ; *m.*, méninge (pie-mère) ; *ch.*, formation choroïdienne du ventricule latéral.

l'*area piriformis* (Voir fig. 62). Il est constitué par les axones des cellules pyramidales de ces parties, lesquels axones se continuent dans le *fornix*. Notons qu'en raison même de la position du *gyrus dentatus* par rapport à l'hippocampe les axones de la plupart des cellules à cylindraxe descendant (1)

(1) Il en existe dans la couche des cellules polymorphes, et certains auteurs admettent que les cylindraxes provenant des grains envoient au moins une de leurs branches à l'*alveus* et au *fornix* (Voir p. 180).

du premier sont obligés de traverser les couches cellulaires du second pour gagner l'*alveus*.

On peut distinguer (Voir fig. 85) :

a. Un *alveus* intraventriculaire, qui est le plus important et qui répond à l'hippocampe et à l'*area piriformis*. On constate qu'à partir d'un certain point les axones des cellules du cortex ne vont plus à l'*alveus*, mais rejoignent les voies conductrices néopalléales. Tous les points où il en est ainsi constituent la limite exacte du rhinencéphale et du neopallium.

b. Un *alveus* extraventriculaire qui répond à l'hippocampe inverti.

c. Un *alveus* inclus par où passent les axones des cellules à cylindraxe descendant du *gyrus dentatus*.

2. — Fornix.

Considéré chez les Euthériens, on peut voir le *fornix* de deux façons :

On peut l'envisager comme une formation anatomique précise et définie, macroscopiquement discernable. C'est alors un gros faisceau de fibres blanches d'origine rhinencéphalique, axones des cellules pyramidales de l'hippocampe, des cellules à cylindraxe descendant du *gyrus dentatus* et des cellules pyramidales de l'aire piriforme, qui paraît relier, après un long détour, l'extrémité antérieure du lobe piriforme à la région du *corpus albicans* (*tuberculum mammillare*), lequel fait, comme l'on sait, partie du plancher du diencéphale. Le nom de *fornix* lui vient de ce que ce gros faisceau de fibres blanches affecte la forme d'une voûte.

En arrière, les deux *fornices* sont très divergents ; dans la partie antérieure de leur région moyenne, ils s'accolent pour diverger encore en avant, mais beaucoup moins qu'en arrière ;

il en résulte la forme d'un X à branches inégales recourbées en bas, sur leur plat, et dont les extrémités antérieures et postérieures se regardent. Les *fornices* sont dans toute leur région moyenne, en arrière de leur point d'accolement et jusqu'à ce point, reliés l'un à l'autre par une commissure en forme de triangle (*psalterium*). L'ensemble du système (les deux *fornices* et le *psalterium*) est généralement appelé, dans les traités français d'anatomie humaine, trigone ou voûte à trois piliers, les branches antérieures de l'X étant considérées comme constituant un seul pilier (Voir fig. 86).

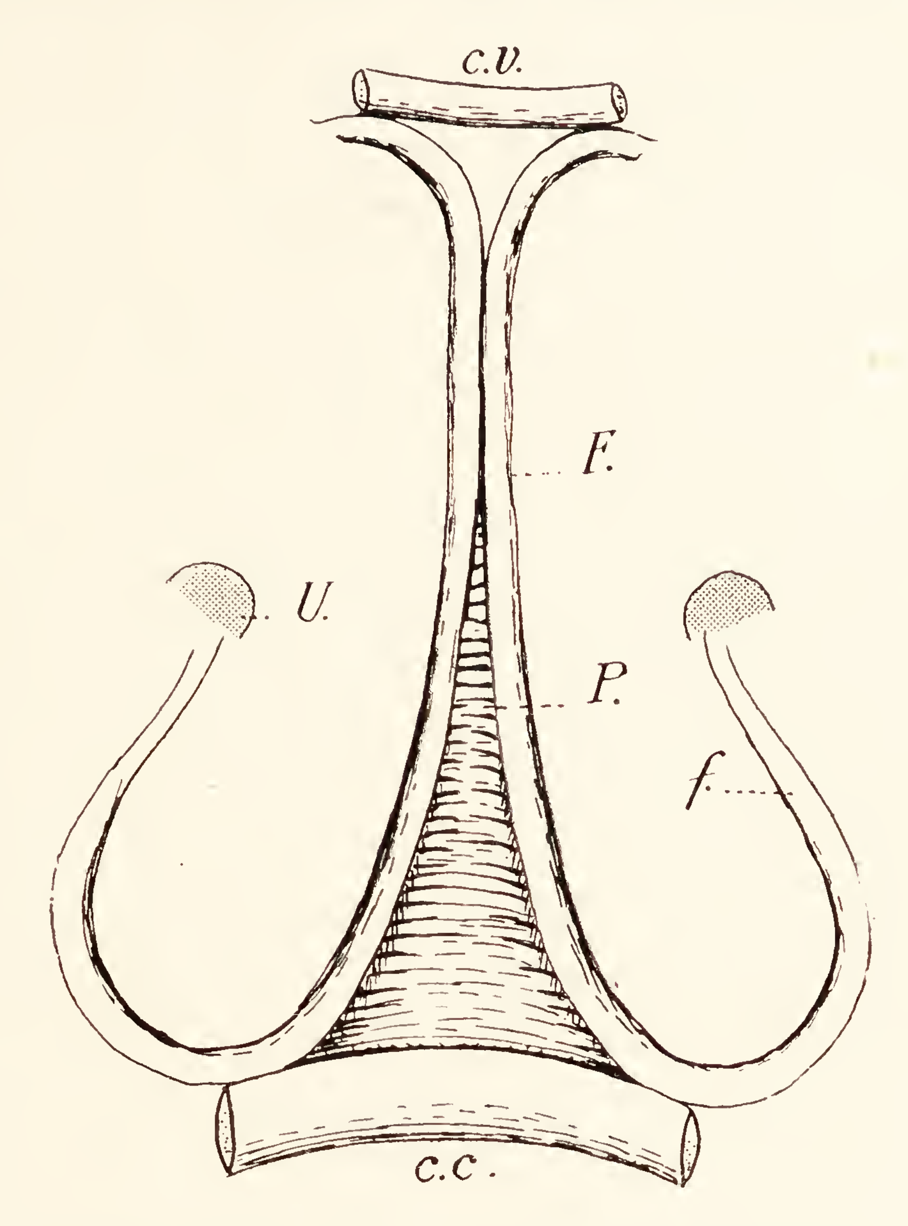


Fig. 86. — *Fornices* et *psalterium* supposés à plat et vus par en dessous. Schéma. — F., *fornix* ; *f.*, *fimbria* ; P., *psalterium* ; *c. v.*, commissure ventrale) ; *c. c.*, *splenium* du corps calleux ; U., *uncus* de l'hippocampe (lobe piriforme).

On peut aussi, et c'est plutôt cela que nous allons faire, envisager le *fornix* comme un système associatif compliqué des centres rhinencéphaliques mettant en rapport les diverses parties de l'appareil.

Au *fornix* anatomiquement défini dont nous venons de parler et auquel on peut donner le nom de *fornix proprius* (*fornix* proprement dit), se rattache alors ce que l'on appelle

le *fornix superior*, formation en quelque sorte dispersée, ne constituant nullement un tout macroscopiquement défini ; pour l'étudier, il est indispensable de faire appel aux méthodes de l'anatomie microscopique ; à qui n'en tient pas compte, il est impossible de se faire une idée exacte de l'appareil fornicien.

Nous avons donc deux parties à envisager dans le *fornix* :

1° Le *fornix proprius*, qui pourrait aussi être dit *inferior* ;

2° Le *fornix superior*.

1° *Fornix proprius*. — J'ai défini le *fornix proprius*, précisé sa forme et indiqué les relations de ses deux extrémités. Il nous reste à le suivre dans son trajet et à indiquer sa constitution. On peut diviser son trajet en trois segments : postérieur, qui répond aux parties rétro-commissurales du rhinencéphale limbique ; supérieur ou moyen, qui répond à ses parties supracommissurales, mais en est séparé par le corps calleux et le *septum pellucidum*, portion du corps paraterminal ; antérieur enfin, qui répond aux parties précommissurales du rhinencéphale limbique, mais est situé en arrière de la *lamina terminalis*.

Dans sa partie postérieure, le *fornix proprius*, qui prend naissance, comme je l'ai dit, à l'extrémité antérieure du lobe piriforme, s'appelle du nom de *fimbria*. Le faisceau de fibres blanches qui constitue la *fimbria* voit son diamètre s'accroître, à mesure qu'il se poursuit, des fibres blanches lui venant incessamment de l'*alveus* hippocampien. La *fimbria* marche parallèlement, accolée au bord interne du *gyrus dentatus*, dont elle est séparée par la *fissura fimbrio-dentata*, où apparaissent, comme nous l'avons vu, les îlots d'hippocampe inverti (*gyrus intralimbicus*, *gyrus fasciolaris*). Sa face profonde, recouverte de la membrane épendymaire, est en rapport avec la cavité du ventricule latéral. Au delà de la

fimbria, la membrane épendymaire, doublée de la pie-mère qui lui est accolée intimement (formation choroïdienne télencéphalique), constitue à elle seule la paroi du télencéphale (Voir p. 142 à 148).

Arrivé au niveau du splenium du corps calleux et par le fait même de la présence et du grand développement de cette commissure chez les Euthériens, le *fornix proprius* se sépare du *gyrus dentatus*, qui cesse à partir de ce point ou ne peut plus être représenté que par une partie de l'*indusium* du corps calleux (Voir p. 152 et 156). Il passe en dessous de cette commissure, se rapprochant de plus en plus de la ligne médiane sagittale. A partir de son bord, de même que dans la région postérieure, la paroi du télencéphale se réduit à sa couche épendymaire ; là encore, comme dans la région rétro-commissurale, le plexus choroïde télencéphalique semble s'insérer sur la crête du *fornix*. Tout à fait à l'extrémité antérieure de cette région moyenne, le *fornix proprius* borde en haut le trou de Monro, par lequel (ou plutôt à côté duquel) passe le plexus choroïde du télencéphale se continuant avec celui du ventricule diencéphalique (ventricule moyen ou troisième ventricule de l'anatomie humaine).

Dans sa partie antérieure, le *fornix proprius* (pilier antérieur du trigone de l'anatomie humaine) s'éloigne à nouveau et de plus en plus de la ligne médiane sagittale pour se diriger vers le *corpus albicans* ; il fait, sur la paroi externe du ventricule diencéphalique, une saillie caractéristique. Tout à fait en haut de cette région, il confine en avant à la *lamina terminalis* et à la commissure ventrale qu'elle contient.

Le *fornix proprius* est constitué principalement par les cylindraxes des cellules pyramidales de l'hippocampe et du lobe piriforme et accessoirement par les cylindraxes d'un certain nombre d'autres cellules : par exemple, les cellules à

cylindraxe descendant de la couche des cellules polymorphes du *gyrus dentatus*, les cellules polymorphes géantes du lobe piriforme. Il faut noter que chaque *fornix* contient, bien entendu, des fibres provenant de l'écorce rhinencéphalique du côté opposé et qui lui arrivent après avoir traversé le *psalterium*.

On remarquera que, aussi bien au point de vue description macroscopique qu'au point de vue constitution, j'ai complètement laissé de côté ici le *psalterium*, qui fait pourtant partie intégrante du système fornicien proprement dit ; j'en parlerai au moment où sera traitée la question des commissures.

2° *Fornix superior.* — Toutes les fibres qui partent de l'hippocampe, depuis l'extrémité antérieure du lobe piriforme jusqu'au sinus hippocampien, constituent, comme nous l'avons vu, la *fimbria*. Parmi ces fibres de la *fimbria*, les unes vont former les parties moyenne et supérieure du *fornix proprius*, d'autres (en réalité et pour la plupart collatérales des cylindraxes constituant la *fimbria*) passent dans l'hémisphère opposé, participant à la constitution du *psalterium*; d'autres enfin passent au travers et en avant du *psalterium* dans le corps paraterminal (*septum pellucidum*). Nous les désignerons par la lettre α (Voir fig. 87).

Les fibres qui partent de l'hippocampe dans la région du sinus passent les unes dans l'hémisphère opposé par le *psalterium* ; d'autres, également commissurales, passent à l'arrière du corps calleux, qui se trouve contenir ainsi quelques fibres d'origine rhinencéphalique ; d'autres enfin, traversant franchement le corps calleux en cette région, passent dans le corps paraterminal. Nous les désignerons par la lettre β.

Les fibres qui partent de l'hippocampe supracommissural se divisent en deux groupes : 1° les unes constituent le *tractus medialis Lancisii* sur lequel nous reviendrons (Voir p. 190) ; 2° les autres traversent le corps calleux exactement

comme les fibres désignées par la lettre β pour se rendre au *septum pellucidum* ; nous les désignerons par la lettre γ. Il existe peut-être enfin un troisième groupe de fibres qui, partant de l'hippocampe supracommissural se mélangent à

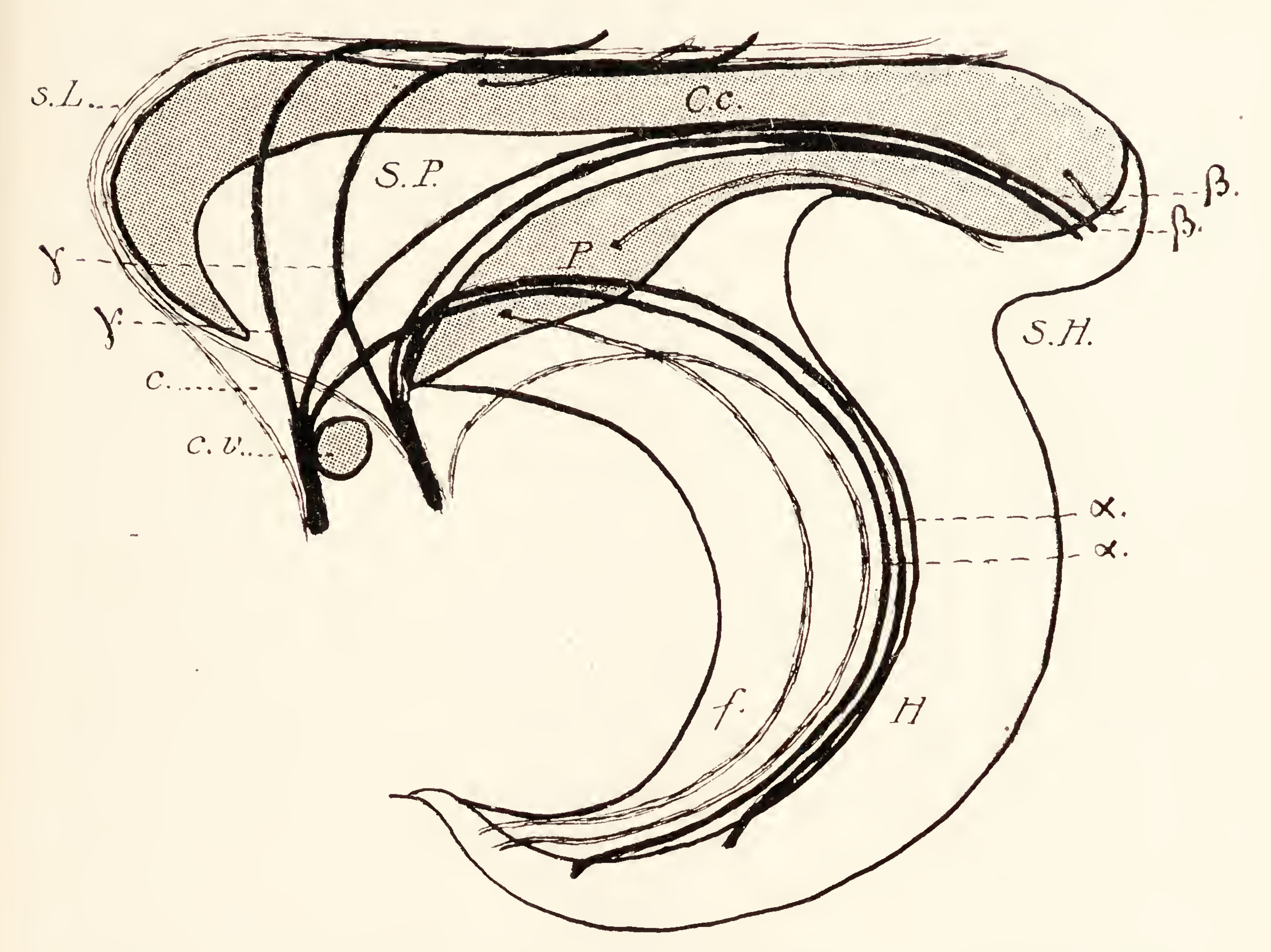


Fig. 87. — Schéma du *fornix superior* chez un Bœuf. — *c. v.*, commissure ventrale ; *c.*, *copula* ; S. L., strie (ou *tractus*) de Lancisi ; S. P., *septum pellucidum* ; C. *c.*, corps calleux ; P., *psalterium* ; *f.*, *fornix* ; H., hippocampe ; S. H., sinus hippocampien. Pour la signification des lettres grecques, voir le texte. Les commissures sont en grisé. (Imité de G. ELLIOT-SMITH.)

celles du corps calleux : certaines dispositions observées dans le bras supérieur de la commissure dorsale des Marsupiaux pourraient tendre à le faire admettre.

Les fibres α, β, γ, constituent le *fornix superior* ; elles se continuent les unes dans le *tractus olfactorius mesialis* et la bandelette de Broca en avant de la commissure ventrale, par conséquent de la *lamina terminalis*, les autres

en arrière de cette commissure dans le pilier antérieur du *fornix proprius*.

Le *fornix superior* a été mis en évidence par G. ELLIOT-SMITH (1), principalement dans le cerveau du Bœuf (Voir fig. 87).

3. — TRACTUS MEDIALIS LANCISII.

Situé sous l'*indusium griseum* du corps calleux, en dedans du *taenia tecta*, le *tractus* de Lancisi est, par rapport à cette partie atrophiée de l'écorce limbique du rhinencéphale, ce qu'est l'*alveus* par rapport à l'hippocampe rétrocommissural (Voir fig. 88).



Fig. 88. — Les *tractus* de Lancisi vus à plat chez un Mouflon à manchettes (*Ovis tragelaphus* L., n° 1925-208 ♀). G. N.

Certains éléments de ce *tractus* vont au *tractus olfactorius mesialis* et à la bandelette de Broca, d'autres, au pilier antérieur du *fornix proprius* après avoir contourné en avant le bec du corps calleux; c'est l'ensemble de ces fibres qui constitue la *copula*, séparant les deux éléments du corps paraterminal, *gyrus subcallosus* et *septum pellucidum*; d'autres enfin, nous l'avons vu, les fibres γ, traversant le corps calleux et suivant ces deux mêmes directions, relèvent du *fornix superior* (Voir fig. 87).

(1) G. ELLIOT-SMITH, The fornix superior (*Journ. of Anatomy and Physiol.*, vol. XXXI, 1896).

1. — Les commissures.

Les voies commissurales rhinencéphaliques ne peuvent être étudiées indépendamment des voies commissurales néopalléales. Or, comme la compréhension de celles-ci est subordonnée à la compréhension de celles-là, le mieux me paraît être d'étudier ici les commissures dans leur ensemble avec l'intention de renvoyer au présent paragraphe lorsque nous étudierons les voies de conduction du neopallium.

La question des commissures est d'une complication extrême.

Elle est compliquée d'abord en elle-même ; elle l'est aussi en raison de ce que nous ne possédons pas absolument tous les éléments d'information indispensables ; elle l'est enfin pour de simples raisons de terminologie.

Il est donc d'abord nécessaire de bien fixer le sens des termes dont nous aurons à nous servir.

Les commissures sont contenues à l'intérieur de la *lamina terminalis*, partie du diencéphale.

1° On appelle *commissure ventrale* ou *antérieure* une commissure située au-dessous du recessus neuroporique. Cette commissure est soit partiellement rhinencéphalique et partiellement néopalléale (Reptiles, où le neopallium n'est encore que très peu important, Monotrèmes, Marsupiaux), soit tout entière rhinencéphalique (Euthériens). A mesure que le neopallium augmente d'importance, on la voit devenir de plus en plus néopalléale chez les Monotrèmes et les Marsupiaux, où elle reste encore cependant rhinencéphalique pour le plus grand nombre de ses fibres constitutives. Chez les Euthériens, ses fibres néopalléales disparaissent, et elle est exclusivement rhinencéphalique. Ceci serait, à première vue,

de nature à nous faire penser qu'il existe, entre les Marsupiaux et les Euthériens, si étroitement liés à d'autres égards (1), un fossé d'une profondeur insoupçonnée.

2° On appelle *commissure dorsale* ou *hippocampienne* une commissure située au-dessus du recessus neuroporique. Chez les Reptiles, les Monotrèmes et les Marsupiaux, elle est exclusivement rhinencéphalique. Chez les Euthériens, elle est

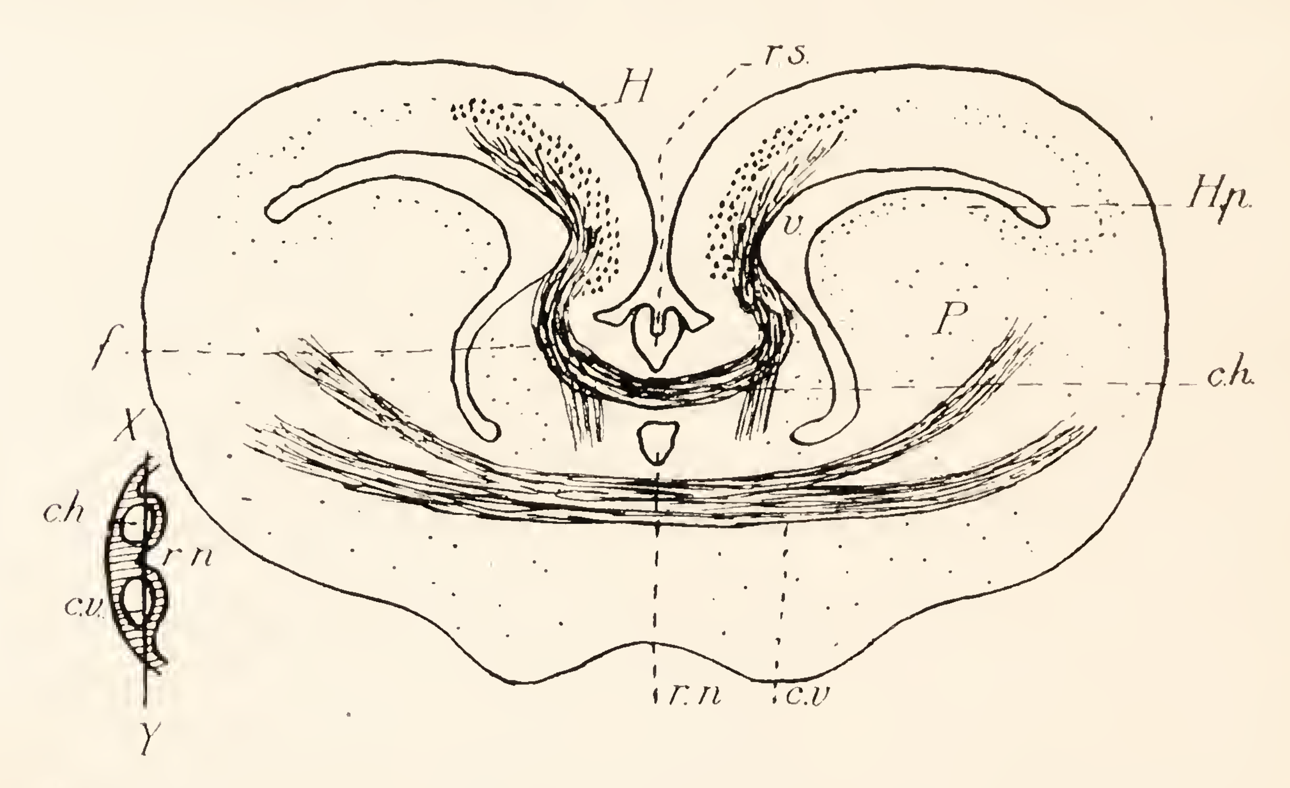


Fig. 89. — Coupe transversale d'un télencéphale de Reptile (*Hydrosaurus*) (imitée de G. Elliot-Smith), passant au niveau de la ligne XY. — *c. v.*, commissure ventrale ; *c. h.*, commissure hippocampienne ; *r. s.*, *recessus* supérieur *r. n.*, *recessus neuroporicus* ; H., hippocampe ; *v.*, ventricule ; H *p.*, *hypopallium* ; P., *palaeostriatum*.

constituée de deux bras, si l'on peut dire, dont l'un inférieur, le *psalterium*, est exclusivement rhinencéphalique et dont l'autre, supérieur, le corps calleux, serait exclusivement néopalléal, si l'on faisait abstraction des quelques rares fibres du *fornix superior* qui y passent. Le terme de corps calleux définit par excellence une commissure qui, située au-dessus

(1) Les travaux de J. P. Hill montrent en effet que l'absence (incomplète d'ailleurs dans beaucoup de cas) de placenta chez les Marsupiaux serait un caractère secondaire résultant de l'adaptation à l'arboricolisme. De plus, J. P. Hill et J. T. Wilson ont constaté chez les Marsupiaux une dentition de lait régressive.

du *recessus* neuroporique, est essentiellement néopalléale (1).

Une coupe sagittale d'un télencéphale de Reptile (*Hydrosaurus*), passant entre les deux hémisphères, permet de voir à l'intérieur de la *lamina terminalis* les deux commissures hippocampienne et ventrale séparées par le *recessus neuro-*

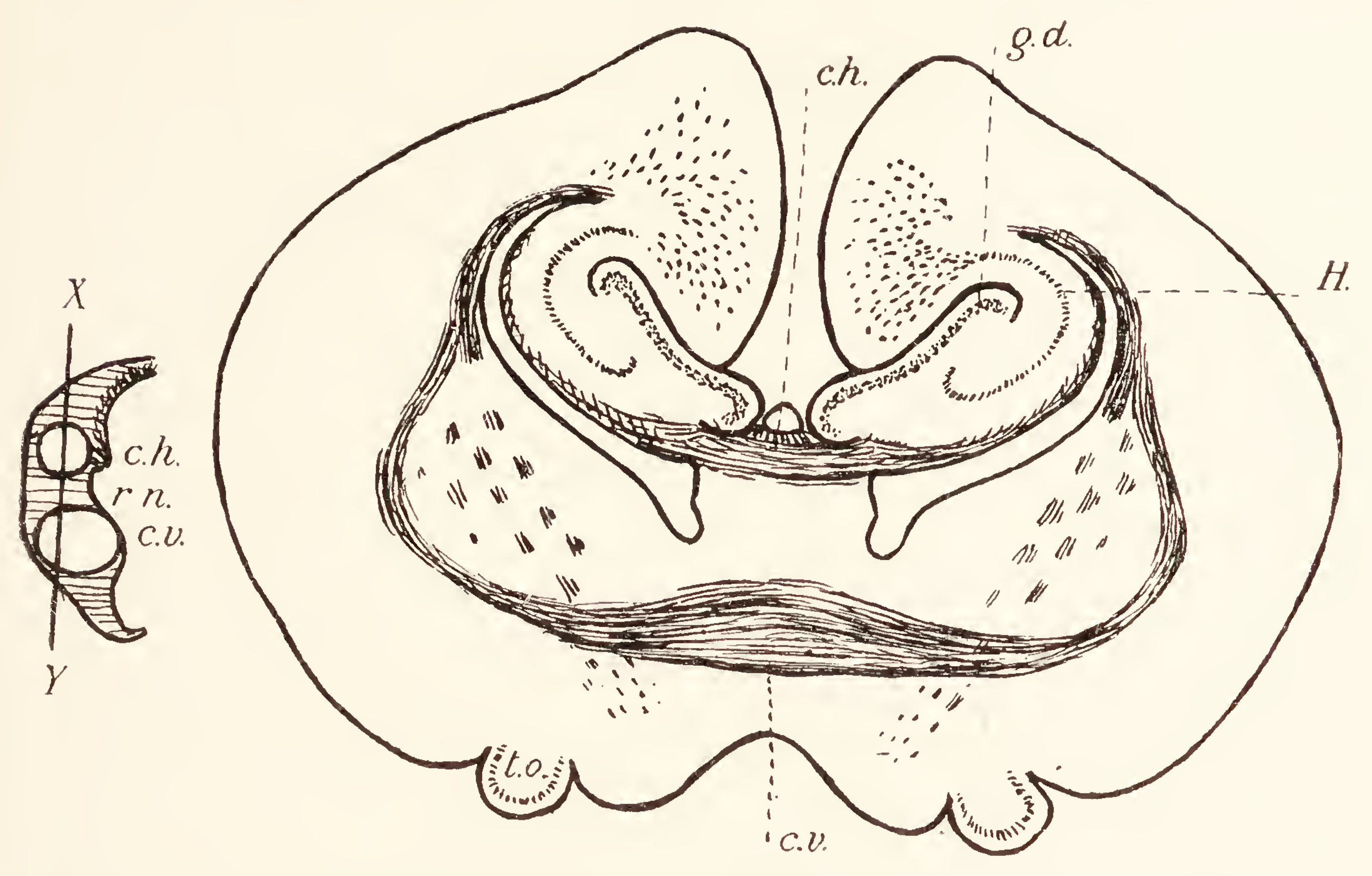


Fig. 90. — Coupe transversale d'un télencéphale de Monotrème (*Ornithorhynchus anatinus* Shaw) (imitée de G. Elliot-Smith), passant au niveau de la ligne XY. — *c. h.*, commissure hippocampienne ; *c. v.*, commissure ventrale ; *r. n.*, *recessus neuroporicus* ; H., hippocampe ; *g. d.*, *gyrus dentatus*.

poricus. Ces deux commissures sont ici de section circulaire et à peu près égales (Voir fig. 89).

Une coupe coronale du télencéphale passant par ces deux commissures montre que la première correspond exclusivement à l'hippocampe, ses fibres d'origine réalisant un véritable *fornix* le long du toit du ventricule, alors que la seconde correspond en partie au lobe piriforme (partie du rhinencéphale) et en partie au rudiment de neopallium (Voir fig. 89).

(1) C'est se basant sur ces caractères que J. B. Johnston [The evolution of the cerebral cortex (*Anatomical Record*, vol. IV, n° 4, avril 1910)] décrit chez les Sélaciens un véritable corps calleux.

Une simple comparaison de la figure 90 avec la figure 89 montre que la disposition est la même chez les Monotrèmes. La seule différence qui existe en se plaçant à ce point de vue entre l'Ornithorhynque, par exemple, et l'Hydrosaurus est que, chez le premier, la commissure ventrale par où passent toutes les fibres neopalléales, qui sont ici plus nombreuses, est plus développée que la commissure hippocampienne ; ceci tient à la prédominance marquée que prend déjà chez les Monotrèmes le neopallium sur le rhinencéphale.

Chez les Marsupiaux, la commissure ventrale étant toujours la plus importante, la coupe de la commissure hippocampienne présente un sinus très net antéro-inférieur, d'où il résulte sa division en deux bras, l'un supérieur, l'autre inférieur ; ce sinus ne correspond pas, et ceci est très important à noter, à une localisation particulière de fibres de différentes natures, rhinencéphalique dans le bras inférieur et néopalléale dans le bras supérieur ; la commissure hippocampienne reste dans sa totalité, et exclusivement, rhinencéphalique chez les Marsupiaux, contrairement à l'opinion de ZUCKERKANDL, qui, trompé par une apparence purement extérieure, voyait dans cette disposition un début de la division réalisée chez les Euthériens de la commissure hippocampienne en deux parties, le *psalterium* (commissure olfactive) en bas et le corps calleux (commissure néopalléale) en haut. Cependant, alors que le bras inférieur de la commissure hippocampienne des Marsupiaux correspond aux fibres du rhinencéphale limbique rétrocommissural et est, de ce fait, un véritable *psalterium*, le bras supérieur répond aux fibres du rhinencéphale limbique précommissural et supracommissural, le quel est, chez ces animaux et contrairement à ce que l'on observe chez les Euthériens, très développé (Voir fig. 64).

Pour comprendre la genèse du corps calleux chez les Euthé-

riens, il faut s'adresser à des types dont le rhinencéphale limbique fait, par son très grand développement, la transition entre celui des Monotrèmes et des Marsupiaux, d'une part, et celui des Euthériens les plus évolués à cet égard, d'autre part.

G. Elliot-Smith, qui s'est attaché à résoudre le problème des commissures, et d'après qui nous le traitons, s'est adressé aux Chiroptères (1), et principalement au *Miniopterus* et au *Nyctophilus* dans la famille des *Vespertilionidae* (Microchiroptères).

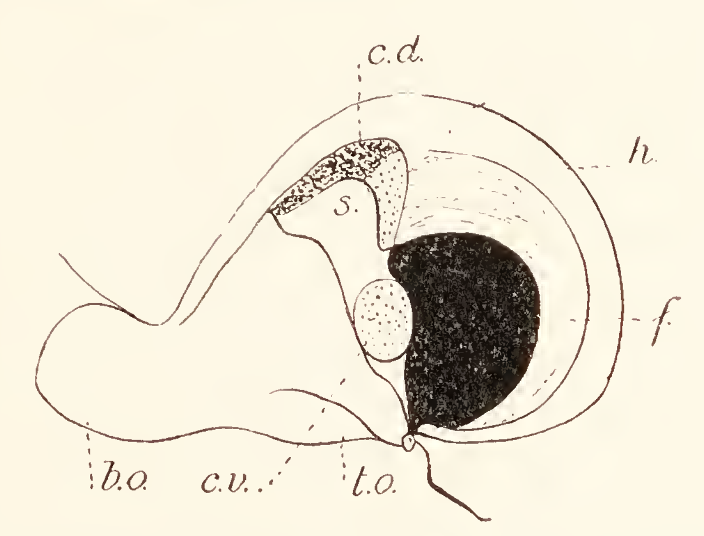


Fig. 91. — Cerveau de *Miniopterus*. Face mésiale de l'hémisphère droit. — *c. d.*, commissure dorsale ou hippocampienne ; *h.*, hippocampe avec *gyrus dentatus* ; f., *fornix* ; *s.*, *septum* ; *c. v.*, commissure ventrale ; *b. o.*, bulbe olfactif ; *t. o.*, tubercule olfactif. (D'après G. Elliot-Smith.)

Chez le *Miniopterus*, la coupe interhémisphérique montre : 1° un rhinencéphale limbique encore très développé dans ses régions précommissurale et supracommissurale, bien qu'il le soit moins que chez un Marsupial ; 2° une commissure ventrale très volumineuse ; 3° une commissure dorsale exactement du même type que celle des Marsupiaux, mais dont les deux bras sont sensiblement plus étendus (Voir fig. 91).

En raison de la réduction déjà accentuée du rhinencéphale limbique pré et supra-commissural et de l'augmentation de surface du neopallium, on voit, chez le *Miniopterus*, les fibres néopalléales envahir, et surtout en avant, le bras supérieur de la commissure dorsale (Voir fig. 91).

Cet envahissement se poursuit chez les autres Euthériens parallèlement à la régression du rhinencéphale limbique pré

(1) G. Elliot-Smith, The origin of the *Corpus callosum* (*Transact. Linn. Soc. of London*, vol. VII, p. 3, juin 1897).

et supra-commissural, ce dernier se réduisant à l'*indusium*, de telle sorte que tout (ou à peu près tout) le bras supérieur de la commissure dorsale devient une commissure néopalléale, c'est-à-dire un corps calleux, lequel ne contient plus que les quelques fibres rhinencéphaliques dépendant du *fornix superior* (Voir p. 180). Toutes les voies de conduction néopalléales qui passaient par la commissure ventrale passent maintenant

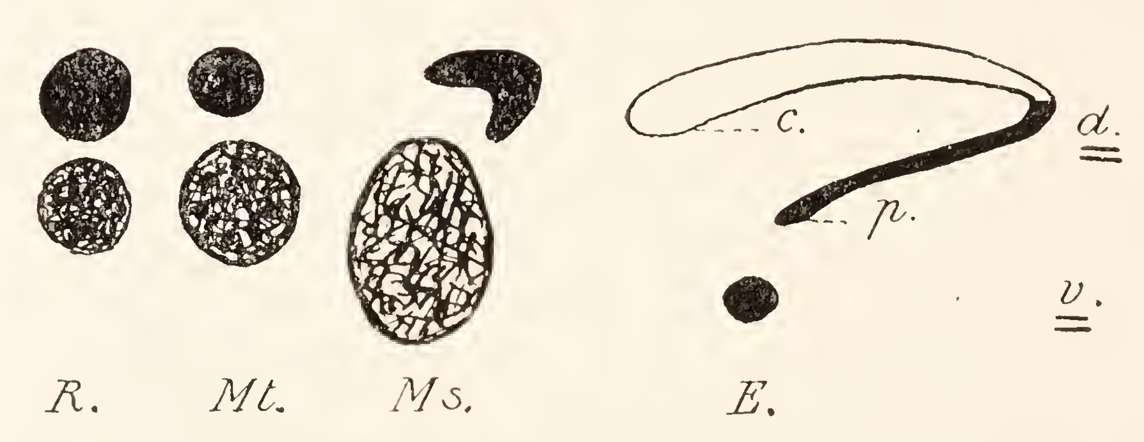


Fig. 92. — Série des commissures. — *d.*, dorsale ; *v.*, ventrale ; R., Reptiles ; *Mt.*, Monotrèmes ; Ms., Marsupiaux ; E., Euthériens ; *c.*, corps calleux ; *p.*, *psalterium*. En noir, les fibres rhinencéphaliques ; en blanc, les fibres néopalléales ; les parties laissées blanches dans la commissure ventrale des Reptiles, Monotrèmes et Marsupiaux, indiquent le mélange de fibres rhinencéphaliques et néopalléales.

par le corps calleux, la commissure ventrale restant purement rhinencéphalique.

Il est à désirer que des recherches ultérieures mettent en évidence les diverses étapes de cette migration.

Notons enfin un cas très particulier signalé par G. Elliot-Smith et qui est celui de quelques Insectivores, notamment le Macroscélide.

Le corps calleux est chez lui très mince et très allongé; mais, au lieu de se continuer directement et sans interruption avec le *psalterium*, il en est séparé par un large espace. Quant au *psalterium*, il est curieux de remarquer qu'il affecte très exactement l'aspect d'une commissure hippocampienne de Marsupial avec son sinus antérieur caractéristique. Son bras supérieur correspond très vraisemblablement aux fibres

du rhinencéphale pré et supra-commissural (Voir fig. 93).

Chez les Euthériens, il existe donc deux commissures rhinencéphaliques, la commissure ventrale et le *psalterium.*

La première est constituée, en avant, de fibres provenant du *tractus olfactorius medius* et, en arrière, de fibres provenant des lobes piriformes (Voir pour plus de détails p. 203 et 204).

La seconde est constituée de fibres provenant du *fornix*, souvent branches collatérales des axones qui composent ce dernier. Suivant les observations de Cajal, on doit distinguer deux régions dans le *psalterium.* Le *psalterium* dorsal est formé des cylindraxes des cellules polymorphes géantes du lobe piriforme, qui, après avoir traversé la ligne médiane, se rendent par le *fornix* à l'hippocampe de l'autre côté. Le *psalterium* ventral est formé de fibres provenant des cellules pyramidales de l'hippocampe, qui se rendent également par le *fornix* à l'hippocampe de l'autre côté.

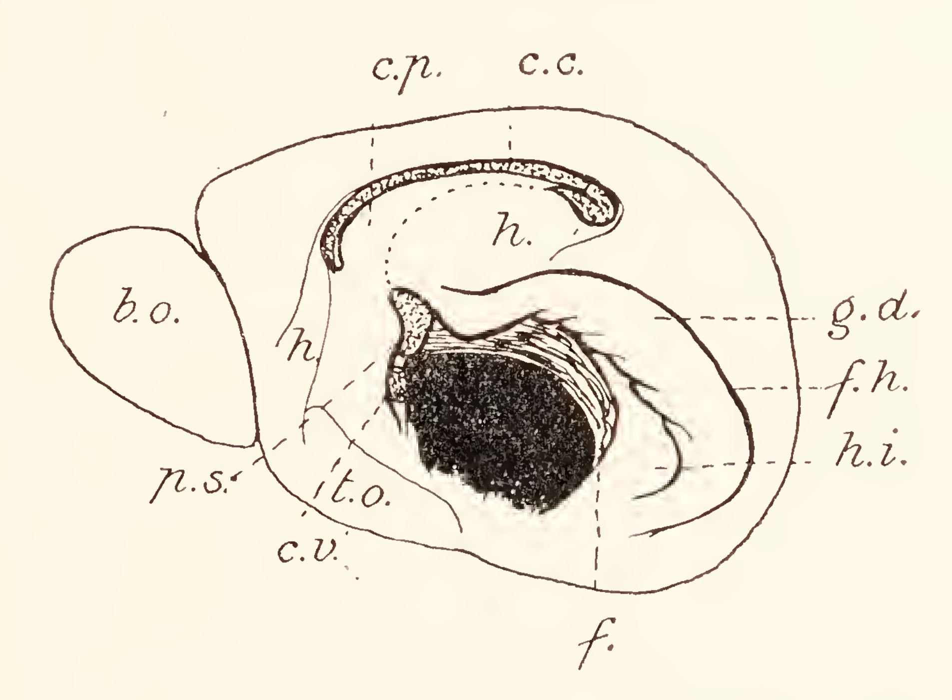


Fig. 93. — Face mésiale d'un hémisphère droit de *Macroscelides typus* Smith (Imitée de G. Elliot-Smith.) — *b. o.*, bulbe olfactif ; *h.*, hippocampe ; *c. p.*, corps paraterminal ; *c. c.*, corps calleux ; *ps.*, *psalterium* ; *t. o.*, tubercule olfactif ; *g. d.*, *gyrus dentatus* ; *f. h.*, *fissura hippocampi* ; *h. i.*, hippocampe inverti ; *f.*, *fornix* ; *c. v.*, commissure ventrale.

La face inférieure ou ventrale du *psalterium*, où les amas gris interstitiels décrits par Kölliker et par Cajal représentent sans doute les vestiges de la *lamina terminalis*, est recouverte par la pie-mère de la fente de Bichat (Voir fig. 59).

Sur sa face supérieure reposent les corps paraterminaux ou leurs dérivés, les *septa pellucida*, en rapport, d'autre part, avec le corps calleux.

Cette étude de l'évolution des commissures demande à être complétée par quelques indications sur leur développement ontogénique chez les Euthériens.

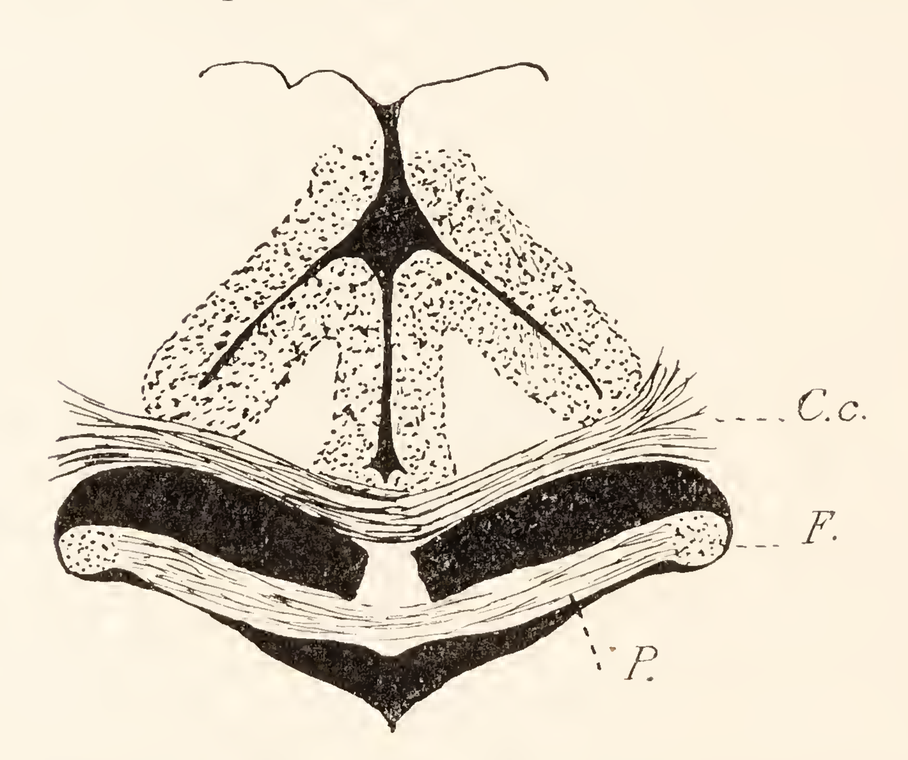


Fig. 94. — Coupe coronale du *psalterium* chez un *Antilope cervicapra* Pall. (n° 1924-399). — F., *fornix* ; P., *psalterium* ; C. c., corps calleux.

Prenons la figure de W. His, qui représente la face mésiale de l'hémisphère chez un embryon humain de quatre semaines et demie. Au voisinage du trou de Monro, on voit en coupe la *lamina terminalis* et, en avant d'elle, d'abord la fente choroïdienne, puis le sillon arqué (future fissure de l'hippocampe) (Voir fig. 95).

A un certain moment, la lame terminale s'allonge, s'épaissit et surtout change de forme, se reployant sur elle-même ; ces modifications proviennent du développement progressif des fibres, qui, situées à son intérieur, passent d'un hémisphère à l'autre.

Plus tard, par le développement progressif du *thalamus*, la partie reployée de la lame terminale s'étend et se redresse.

C'est dans la partie de cette lame terminale immédiatement située au-dessous du trou de Monro que l'on voit, au début du quatrième mois, apparaître la commissure ventrale.

Très peu de temps après, apparaît, au-dessus de la commissure ventrale, la commissure dorsale ou hippocampienne; celle-ci semble avoir presque aussitôt la forme d'un V à ouverture antéro-inférieure. Peu à peu et de plus en plus, les fibres s'y répartissent de la façon suivante : dans la branche inférieure, les fibres rhinencéphaliques (*psalterium*) ; dans la branche supérieure, les fibres néopalléales (corps calleux). En même temps, ces branches s'allongent de plus en plus. L'espace en coin qu'elles circonscrivent est une portion du corps paraterminal, dont la paroi s'amincit chez les Primates, alors qu'elle reste épaisse au contraire chez beaucoup d'autres Mammifères. Dans quelques cas aussi, notamment chez l'Homme, l'espace en coin se trouve fermé en avant par les fibres de la copule (1) ; de la soudure des parois des deux hémisphère en ce point, il résulte l'existence de ce que l'on appelle le ventricule de la cloison, mais qui n'est point et ne peut pas être une cavité épendymaire.

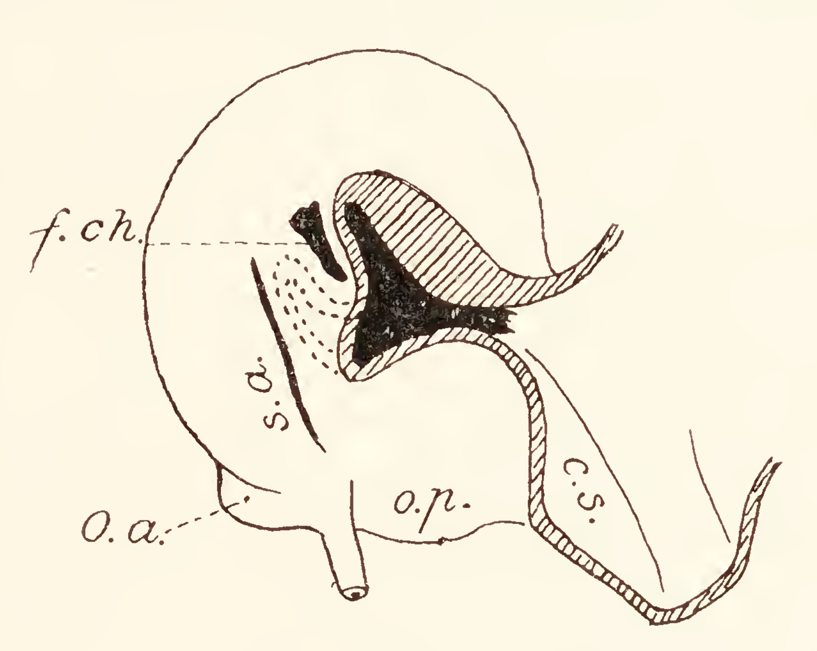


Fig. 95. — Face mésiale de l'hémisphère cérébral d'un embryon humain de quatre semaines et demie environ. (Modifiée de His.) — *f. ch.*, fissure choroïdienne ; *s. a.*, *sulcus arcuatus* ; *O. a.*, lobe olfactif antérieur ; *o. p.*, lobe olfactif postérieur ; *c. s.*, corps strié.

Verga a observé, chez le nouveau-né humain, une petite cavité située au plus profond de l'angle, que font entre eux, dans leur région postérieure, le corps calleux et le *psalterium*. Cette cavité (ventricule de Verga), qui ne persiste que très

(1) Voir, pour la constitution de la copule, le paragraphe consacré à l'étude des *tractus* de Lancisi (p. 190).

rarement chez l'adulte, communique par un étroit canal avec le ventricule de la cloison, dont elle n'est, en somme, qu'une dépendance. On comprend difficilement comment il pourrait se faire qu'elle soit tapissée d'un feuillet épendymaire, comme il résulterait des observations de Tenchini.

Dans cette courte description, nous avons admis avec Kölliker, Marchand, Martin, Goldstein, Elliot-Smith, Werkmann, que les commissures se développent à l'intérieur de la lame terminale résultant de son seul épaississement. D'autres auteurs, Mihalkovicz, Löwe, Zuckerkandl, Grönberg, par exemple, estiment au contraire que les hémisphères se soudent au-dessus de la lame terminale et que c'est par ce pont pour ainsi dire que passent les commissures. Tout ce que l'on sait de la structure, du développement, de la morphologie comparée du télencéphale paraît rendre cette conception inadmissible.

On voit que, dans l'ensemble, le développement ontogénique reproduit assez bien ce que l'anatomie comparée nous a montré exister dans la série des Vertébrés.

5. — Taenia semi-circularis.

Le *taenia semi-circularis* est un faisceau de fibres blanches apparaissant dans le sillon opto-strié, entre le corps strié et la couche optique (*thalamus*), à la limite par conséquent du télencéphale et du diencéphale. Il est constitué de cylindraxes de cellules pyramidales hippocampiennes qui ont traversé le noyau amygdalien. Poursuivant sa route d'arrière en avant, il abandonne au passage quelques-unes de ses fibres à la commissure ventrale, et quelques collatérales aussi à un petit noyau gris situé sur son trajet (noyau interstitiel du *taenia semi-circularis*, Cajal), sans se joindre, semble-t-il, au pilier

antérieur du *fornix*. Le reste se perd, après décussation médiane, dans le pédoncule cérébral (CAJAL, VAN GEHUCHTEN).

La synthèse du système olfactif mammalien est difficile à faire, en raison de ce que le trajet des voies olfactives n'est encore que très mal connu. On devra donc ne considérer cet exposé que comme un simple canevas autour duquel pourront se grouper les résultats des recherches nouvelles qui le feront incessamment corriger.

Il y a lieu de distinguer d'abord dans le système olfactif, comme dans tout système sensoriel :

1° Le lieu de réception des impressions olfactives. C'est l'épithélium olfactif de la muqueuse nasale avec ses cellules sensorielles olfactives ;

2° Les centres de perception. Ce sont d'abord : le *bulbus olfactorius*, les *gyri olfactorii* et le *tuberculum olfactorium*, qu'on peut appeler centres primaires, premiers relais des voies olfactives; puis le *lobus piriformis* (*gyrus ambiens*), le *gyrus dentatus*, l'hippocampe, les deux derniers, le dernier surtout, semblant être les centres de perception définitive et consciente de l'olfaction ;

3° Des voies de conduction où l'on peut distinguer : *a.* des voies de projection centripète allant directement des lieux de réception aux divers centres de perception ; *b.* des voies d'association mettant en rapport dans un même hémisphère les divers centres successifs de perception ; *c.* des voies commissurales mettant en rapport les centres de perception d'un côté à l'autre du cerveau ; *d.* des voies de projection centrifuges (sans doute pour la plupart motrices réflexes) partant des centres de perception.

Le début du trajet est, grâce aux recherches de RAMON

y Cajal et de Van Gehuchten, parfaitement connu aujourd'hui.

L'impression partie des cils périphériques, lesquels représentent les dendrites des cellules olfactives de la muqueuse nasale, est conduite par leurs axones (nerfs olfactifs), qui passent à travers les trous de la lame criblée de l'ethmoïde, dans les glomérules du *bulbus olfactorius* ; là, les filaments terminaux des axones des cellules olfactives s'articulent avec les pro-

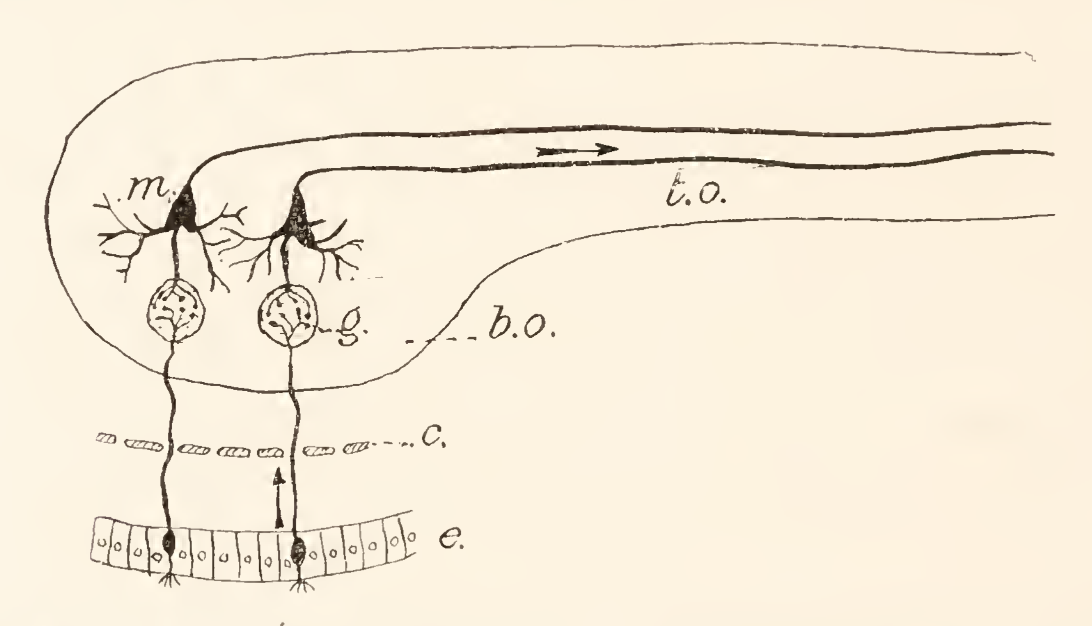


Fig. 96. — Les premières voies olfactives. — *e.*, épithélium olfactif contenant les cellules olfactives; *c.*, lame criblée de l'ethmoïde ; *g.*, glomérules olfactifs ; *m.*, cellules mitrales ; *b. o.*, bulbe olfactif ; *t. o.*, *tractus olfactorius*. Les flèches indiquent le sens de la conduction.

longements protoplasmiques des cellules mitrales et des cellules à houppette de Cajal, lesquelles ne sont que des variétés de cellules mitrales ; les axones de ces cellules constituent la plus grande partie des *tractus olfactorii* (Voir fig. 96).

Notons que, par l'intermédiaire des arborisations protoplasmiques des grains et aussi par l'intermédiaire de collatérales récurrente de cylindraxes des cellules mitrales et des cellules à houppette s'articulant les unes et les autres avec les prolongements protoplasmiques latéraux de ces deux dernières sortes de cellules, celles-ci entrent en rapport les unes avec les autres.

Le bulbe une fois dépassé, trois voies paraissent alors s'ouvrir aux impressions olfactives :

Celle du *tractus olfactorius lateralis* ;

Celle du *tractus olfactorius medius* ;

Celle du *tractus olfactorius mesialis*.

1° Voie du *tractus olfactorius lateralis*. — Les axones qui entrent dans la composition du *tractus olfactorius lateralis* s'articulent au passage par des collatérales avec les prolongements protoplasmiques des cellules pyramidales du *gyrus olfactorius lateralis* ; ils entrent probablement aussi en connexion avec les cellules du *gyrus intermedius*, peut-être aussi avec celles du *gyrus lunaris* et du noyau amygdalien. Ils se terminent enfin dans la zone la plus superficielle du cortex du lobe piriforme et de l'hippocampe s'articulant avec les dendrites des cellules pyramidales de ces régions. En somme, les axones des cellules mitrales du bulbe constituant le *tractus olfactorius lateralis* vont directement au lobe piriforme et à l'hippocampe, s'articulant seulement par des branches collatérales, avec les prolongements protoplasmiques des cellules qui constituent les masses grises qu'elles rencontrent sur leur trajet.

2° Voie du *tractus olfactorius medius*. — Les axones qui entrent dans la composition du *tractus olfactorius medius*, — et ce semble principalement être ceux des cellules à houppette de Cajal, — s'articulent au passage par des collatérales avec les dendrites des cellules pyramidales du tubercule olfactif. A partir de ce dernier, il semble que les choses se passent ainsi : les uns, passant par la partie antérieure de la commissure ventrale, vont au bulbe de l'autre côté où ils s'articulent avec les dendrites des grains; les autres se rendent, soit directement aux régions piriforme et hippocampienne du même côté, soit, en passant toujours par la partie antérieure de la commissure ventrale, à celles du côté opposé, où ils s'arti-

culent au niveau le plus superficiel du cortex avec les dendrites des cellules pyramidales (chiasma olfactif) ; un troisième système de fibres, constituant le faisceau postérieur de la commissure ventrale, réunirait les deux lobes piriformes, étant probablement les axones des cellules pyramidales de moyenne et de petite taille de ces régions (Voir fig. 97). Rappelons enfin (Voir p. 200) que le *taenia semi-circularis* abandonne au passage quelques fibres à la commissure ventrale.

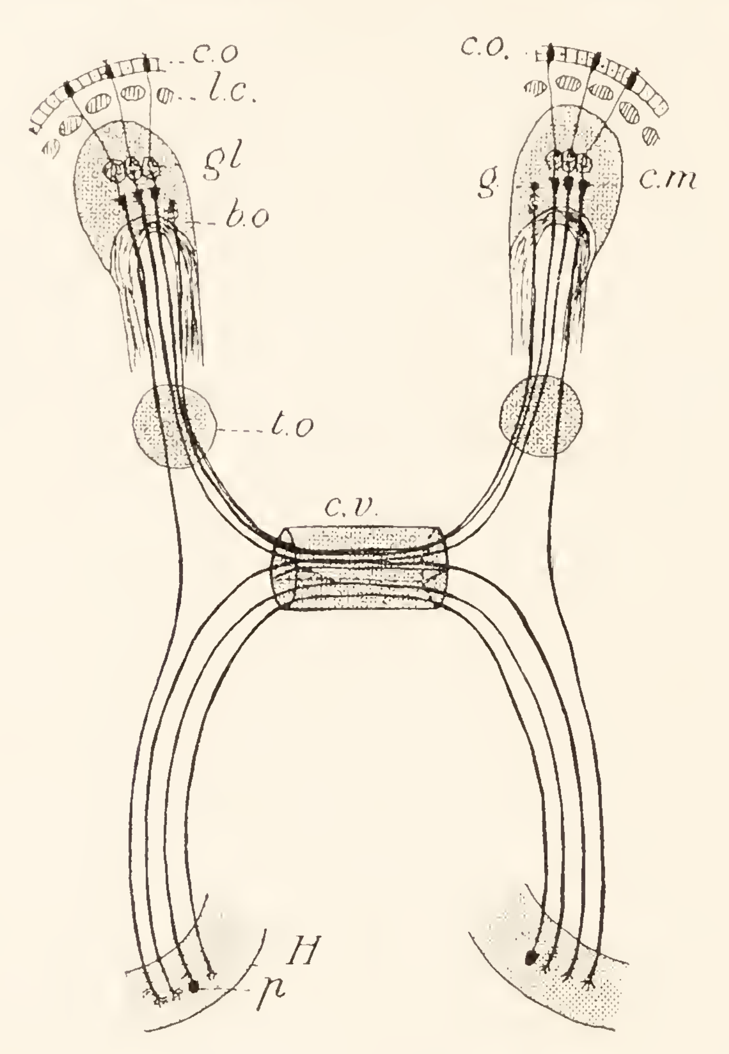


Fig. 97. — Schéma du chiasma olfactif. — *c. v.*, commissure ventrale ; *e. o.*, épithélium olfactif ; *c. o.*, cellule olfactive ; *l. c.*, lame criblée de l'ethmoïde ; *gl.*, glomérule ; *c.m.*, cellule mitrale ; *g.*, grain ; *b. o.*, bulbe olfactif ; *t. o.*, tubercule olfactif ; H., cortex hippocampien ; *p.*, cellule pyramidale de l'hippocampe Les fibres provenant du *taenia semi-circularis* ne sont pas représentées.

3° Voie du *tractus olfactorius mesialis.* — C'est la plus complexe de toutes et aussi la plus mal connue. Les axones des cellules mitrales qui entrent dans la composition du *tractus olfactorius mesialis* doivent entrer, par des collatérales, en rapport avec les dendrites des cellules pyramidales des masses grises du *gyrus olfactorius mesialis* ; puis il est possible que, par la voie des *tractus* de Lancisi, ils se rendent aux cortex hippocampien et piriforme.

Notons enfin que les *tractus olfactorii* contiennent des fibres centrifuges dont les cellules d'origine sont inconnues (1)

(1) Ce sont peut-être les fibres du *fornix superior* qui suivent le trajet du *tractus olfactorius mesialis* et de la bandelette de Broca.

et qui ramènent l'excitation à son point de départ, c'est-à-dire aux cellules mitrales du bulbe olfactif (Van Gehuchten), lesquelles reçoivent ainsi une excitation d'origine cérébrale. C'est probablement par l'intermédiaire des grains dont les

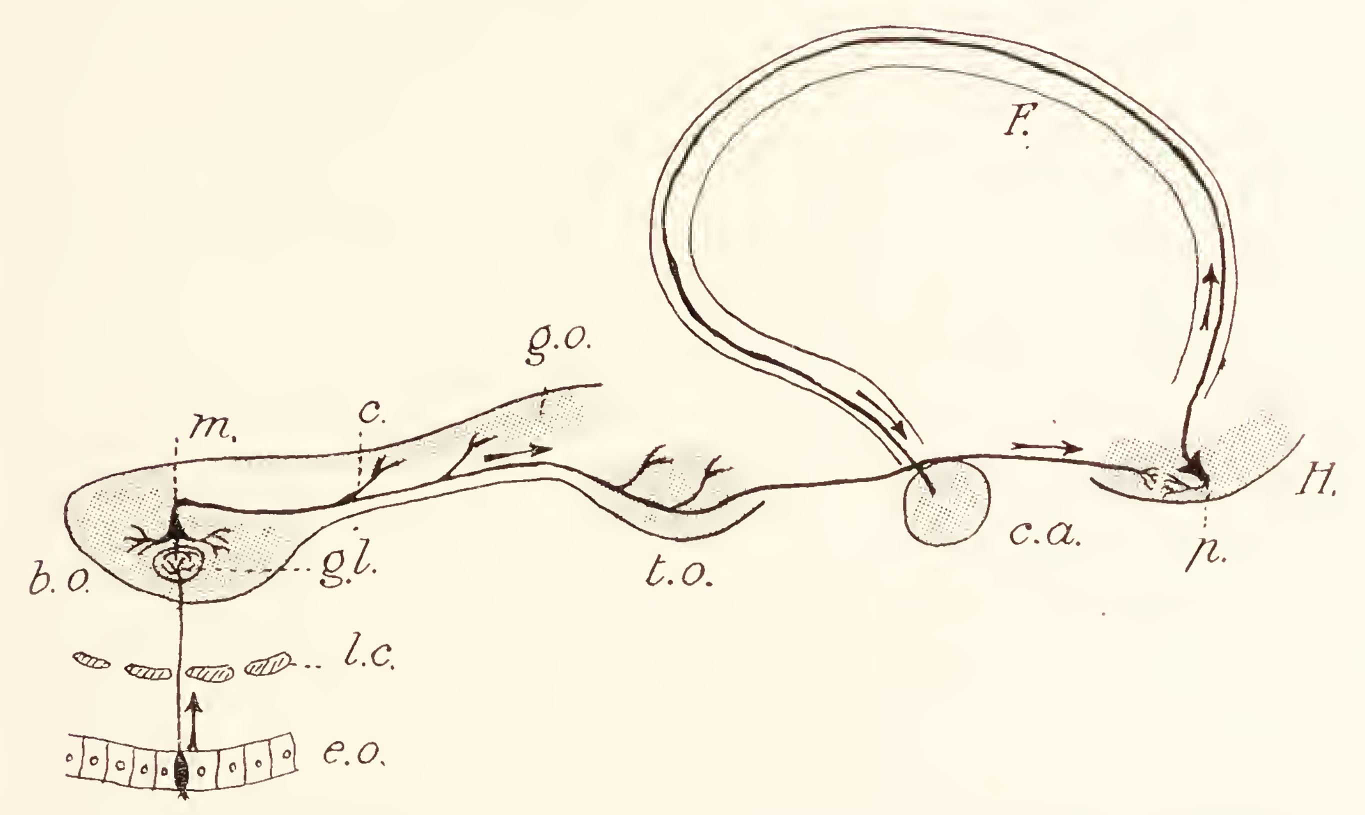


Fig. 98. — Schéma très simplifié de la marche d'une impression olfactive. — *e. o.*, épithélium olfactif avec les cellules olfactives incluses ; *l. c.*, lame criblée de l'ethmoïde ; *b. o.*, bulbe olfactif ; *g l.*, glomérule olfactif ; *m.*, cellule mitrale ; *g. o.*, *gyri olfactorii* ; *c.*, collatérales de l'axone de la mitrale se rendant aux pyramidales du *gyrus olfactorius* et du tubercule olfactif ; *t. o.*, tubercule olfactif ; H., hippocampe ; *p.*, cellule pyramidale de l'hippocampe ; F., *fornix* ; *c. a.*, *corpus albicans*, où les fibres du pilier antérieur du *fornix* abandonnent des collatérales avant de continuer leur route vers le pédoncule cérébral. Le cortex est en grisé. Les flèches indiquent le sens de la conduction.

prolongements s'articulent avec les dendrites des cellules mitrales que cette connexion est assurée.

Quoi qu'il en soit, les excitations olfactives parviennent, en fin de compte, au cortex hippocampien et à celui du lobe piriforme, qui sont les véritables centres de l'olfaction (1). Les axones qui apportent cette excitation s'articulent au niveau le plus superficiel (couche moléculaire) avec les pro-

(1) On cite encore la portion terminale de la troisième circonvolution frontale, sur la face mésiale de l'hémisphère, comme représentant, chez l'Homme, un centre olfactif accessoire.

longements proto-plasmiques des cellules pyramidales. Les axones de ces dernières cellules constituent l'*alveus* et de là se rendent au *fornix*.

Le *fornix* (*sensu lato*) paraît être d'abord une vaste voie d'association qui met en relation, et par un long détour, l'ensemble du lobe piriforme et de l'*hippocampus* avec la partie tout antérieure du premier par la bandelette de Broca ; ce peut être ensuite une voie de retour au *bulbus olfactorius* par les divers éléments du *fornix superior* (Voir p. 204, note 1); c'est encore par le *psalterium*, dont j'ai indiqué plus haut la constitution avec assez de détails pour ne point avoir à y revenir, une voie commissurale qui réunit les deux régions hippocampiennes; c'est enfin, et surtout, une voie de projection motrice réflexe. Arrivées au niveau du *corpus albicans* (tubercule mamillaire, partie du diencéphale), les fibres forniciennes descendantes (pilier antérieur du *fornix proprius*) lui détachent quelques collatérales et continuent leur chemin dans la région du pédoncule cérébral, où elles se perdent après décussation médiane.

Le *taenia semi-circularis* enfin (Voir p. 200) est aussi une voie motrice (voie motrice accessoire), qui suit un trajet comparable à celui de la précédente, se perdant aussi, après décussation médiane, dans la région du pédoncule cérébral.

Nous ne suivrons pas les voies descendantes rhinencéphaliques au delà des limites du télencéphale.

CHAPITRE IV

LE NEOPALLIUM

I. — Généralités sur le neopallium. Ses plissements et leur mécanisme de production.

Alors que le rhinencéphale est un organe toujours régressé chez les Mammifères, le neopallium, dont l'ébauche, d'origine rhinencéphalique, s'aperçoit chez les Dipneustes (Voir fig. 99), les Batraciens et les Reptiles (1), y acquiert, au contraire, un extraordinaire développement.

Il est même bien certain que ce développement du neopallium est en rapport direct avec la régression du rhinencéphale : c'est chez les Primates et chez les Cétacés microsmatiques et

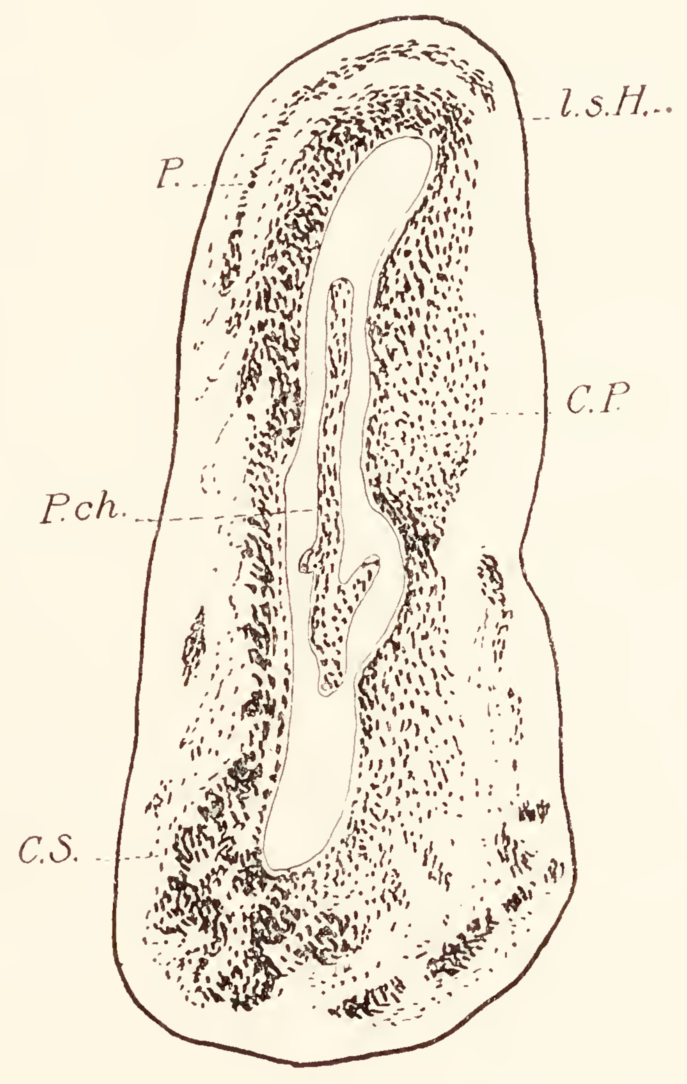


Fig. 99. — Coupe transversale de l'hémisphère gauche d'un *Lepidosiren paradoxa* Fitz, à peu de distance en avant de la *lamina terminalis*. (D'après Graham Kerr, extrait d'Elliot-Smith.) — P., formation néopalléale; C. S., corps strié ; C. P., corps paraterminal ; *l. s.* H., limite supérieure de l'hippocampe ; P. *ch.*, plexus choroïde.

(1) Certains auteurs (Raymond-A. Dart, notamment, *loc. cit.*) admettent qu'il existe aussi une ébauche de neopallium chez les Sélaciens.

anosmatiques que le neopallium acquiert son maximum de volume.

Ce qui caractérise surtout le neopallium au point de vue morphologique, c'est la présence habituelle de plissements nombreux à sa surface, qui en fait une masse plus ou moins circonvolutionnée. Un animal dont le cerveau est sans sillon est dit lissencéphale (Souris, Hérisson par exemple) ; celui dont le cerveau en possède de nombreux est dit gyrencéphale (Dauphin, Homme). Ces termes ne peuvent pas cependant être pris dans un sens absolu. A partir de la lissencéphalie intégrale ou presque intégrale, on peut imaginer tous les degrés de gyrencéphalie (Voir fig. 100, 101 et 102).



Fig. 100. — Télencéphale (face externe gauche) de lissencéphale, Hérisson (*Erinaceus europaeus* ♂, n° 1924-280). Cette figure montre, en outre, la prédominance encore très marquée du rhinencéphale (en bas, au-dessous de la rhinale), sur le neopallium (en haut). G. N.

La première question qui se pose est celle de savoir quel est le mécanisme de développement des sillons, comment se fait-il que certains cerveaux en possèdent beaucoup, alors que d'autres en possèdent moins ou pas du tout, comment se fait-il qu'ils existent dans les places où on les voit exister ?



Fig. 101. — Télencéphale (face externe gauche) de type intermédiaire, Cabiai (*Hydrochoerus capybara* Erxleb, ♂, n° 1921-322). G. N.

Une première remarque s'impose, c'est que, d'une façon générale, un cerveau est toujours d'autant plus plissé qu'il est plus volumineux, et l'on sait, d'autre part, d'après ce que nous avons dit au cours de l'étude des caractères pondéraux de l'encéphale, que la masse de ce dernier, l'intelli-

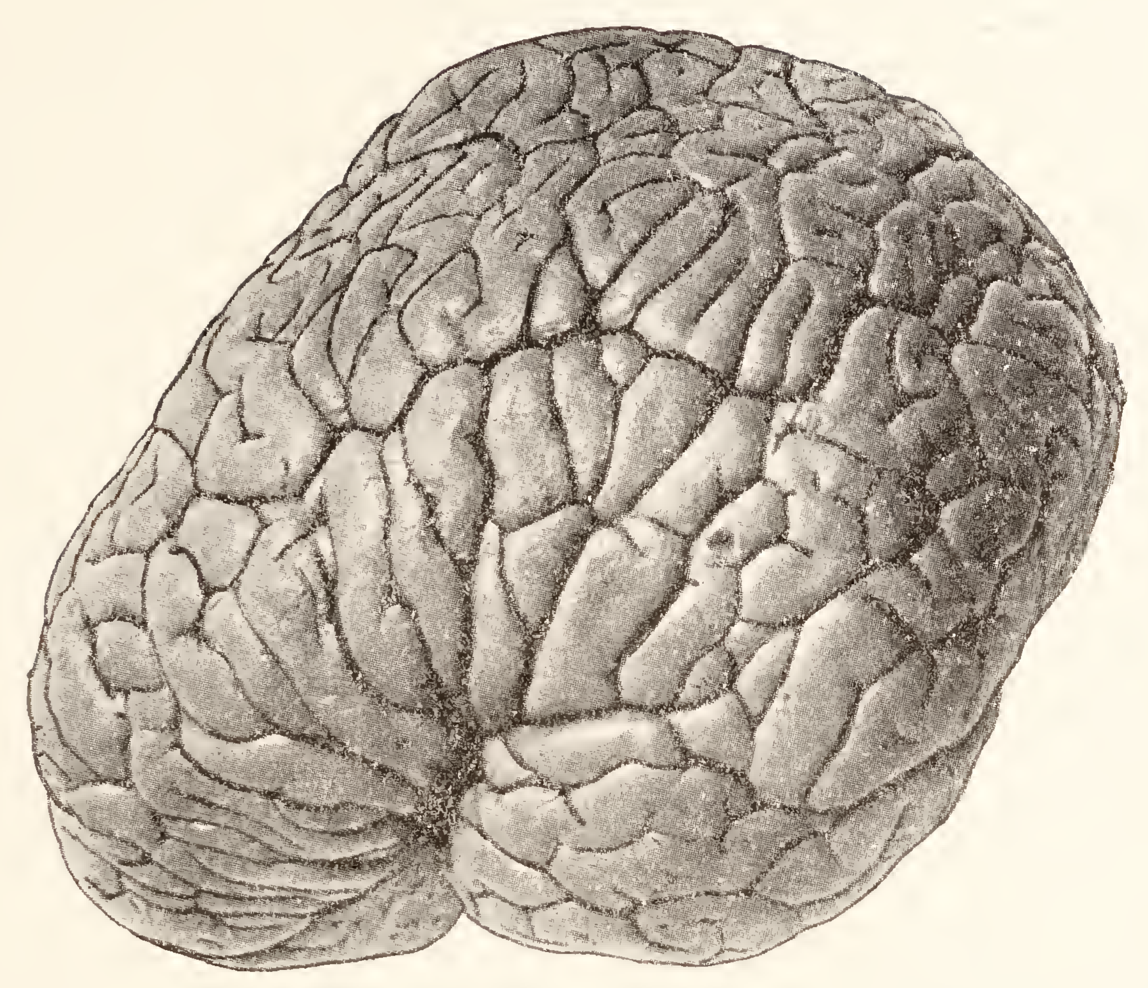


Fig. 102. — Télencéphale (face externe gauche) de gyrencéphale, Dauphin (*Delphinus delphis* L., n° 1912-271). 2/3 de grandeur naturelle environ.

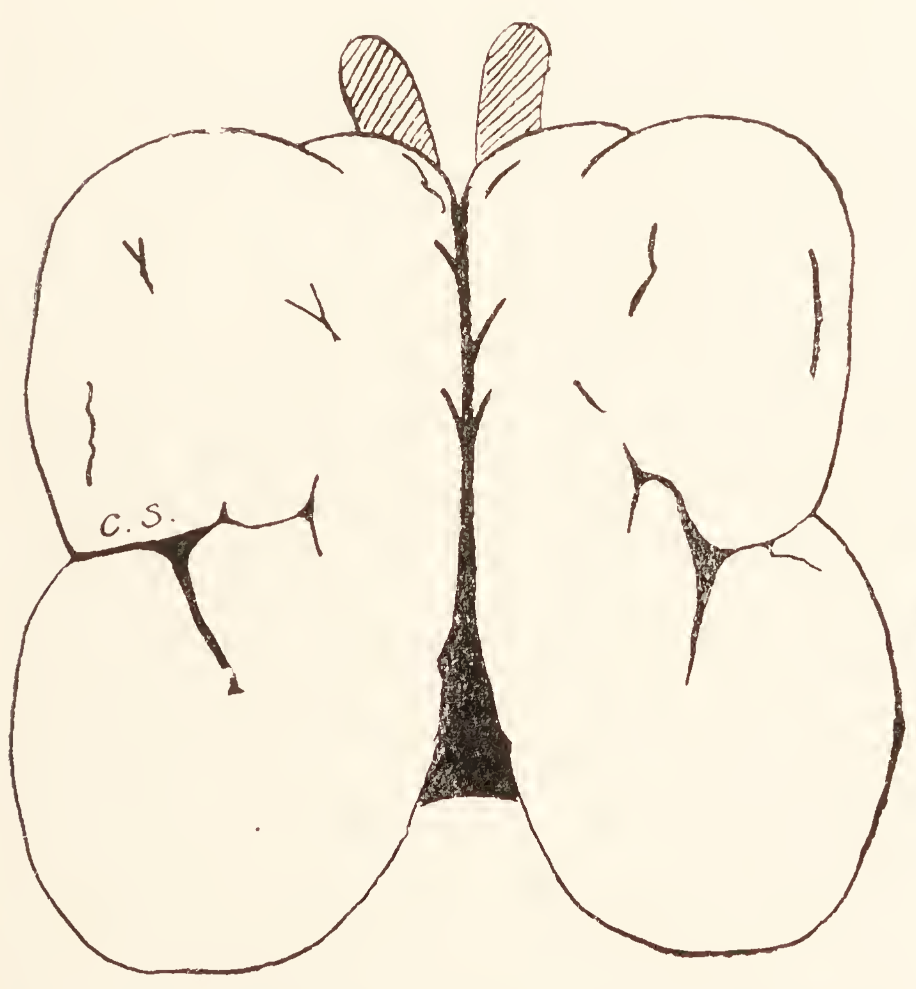


Fig. 103. — Télencéphale de Lamantin (imité de Beddard). Face supérieure. — *c. s.*, complexe sylvien. 2/3 de grandeur naturelle.

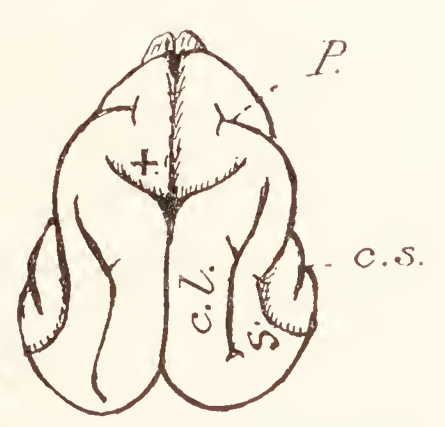


Fig. 104. — Télencéphale de *Zorilla zorilla* Gm. ♀, n° 1923 - 2236. Face supérieure. — S., *suprasylvia* ; P., *presylvia* ; *c. l.*, corono-latéral ; +, crucial ; *c. s.*, complexe sylvien. G.N.

gence étant supposée égale, suit les variations de la grandeur du corps, non pas de son poids, mais de sa surface.

En envisageant donc les choses d'une façon générale chez les Mammifères, on peut admettre qu'un cerveau est d'au-

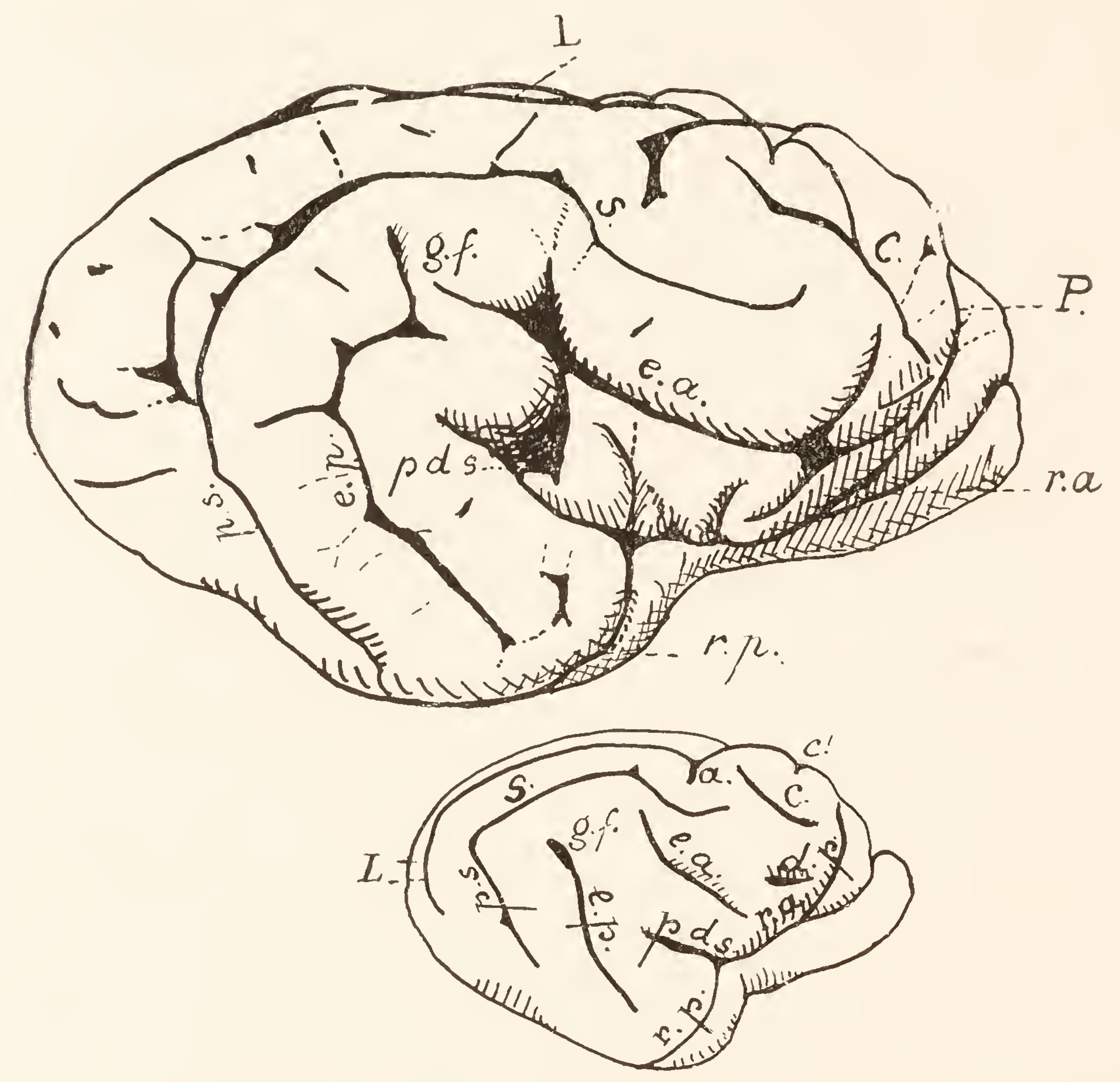


Fig. 105. — Face externe droite du télencéphale, en haut chez le Tigre (*Felis tigris* L. ♀, n° 1910-414), en bas chez le Chat domestique (n° 1912-577). — *r. a.*, rhinale antérieure ; *r. p.*, rhinale postérieure ; P. et *p.*, *presylvia* ; S., *suprasylvia* avec *p. s.*, *postsylvia* ; L., latéral ; C., coronal ; *pds.*, *pseudosylvia* ; *e. a.*, *ectosylvia* antérieure ; *e. p.*, *ectosylvia* postérieure ; *g. f.*, *gyrus felinus* ; *c'*, crucial. G. N.

tant plus plissé qu'il est plus volumineux, et qu'il es d'autant plus volumineux que la masse somatique est plus considérable. Ainsi, par exemple, un cerveau de Cachalot doit être, et est en fait, beaucoup plus plissé qu'un cerveau de Souris ou de Lapin.

A cette règle, il est toutefois des exceptions : par exemple,

le gros cerveau du gros Lamantin est beaucoup moins plissé que celui, très petit, d'un petit Mustélidé (1) (Voir fig. 103 et 104).

Ces exceptions disparaissent si l'on ne rapproche que des animaux appartenant au même groupe zoologique étroit

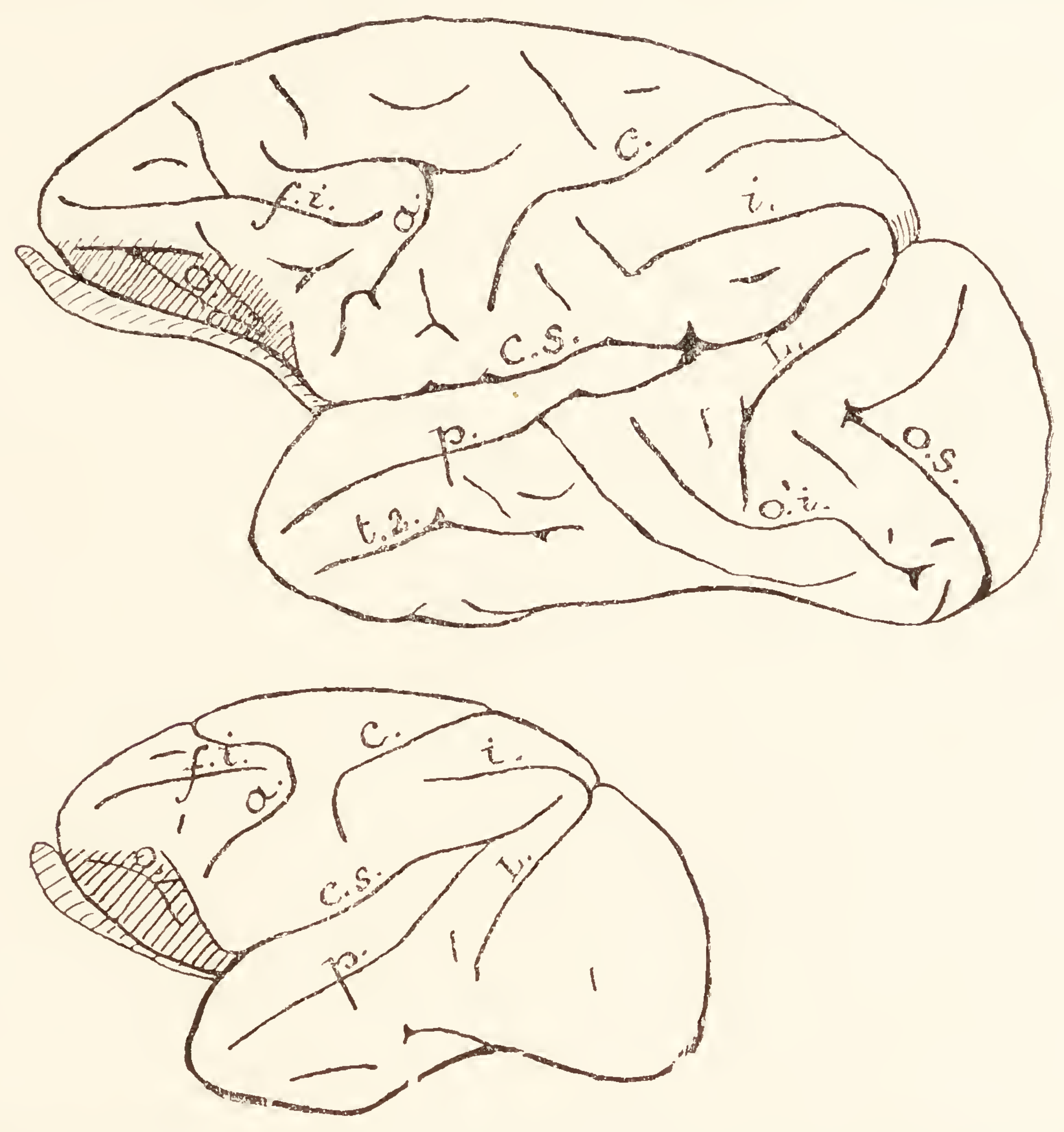


Fig. 106. — Face externe gauche du télencéphale, en haut chez un *Cynocephalus (Choeropithecus) sphinx* Bodd. (n° 1916-63, ♂), en bas chez un *Macacus cynomolgus* L. (n° 1912-97, ♀). — *a.*, *arcuatus* ; *f. i.*, frontal inférieur ou rostral externe ; *o.*, orbitaire ; C., central ; *i.*, intrapariétal ; C. S., complexe sylvien ; *p.*, parallèle ; *t.* 2, temporal 2 ; L., *lunatus* ; *o. s.*, occipital supérieur ; *o. i.*, occipital inférieur. Un peu plus petit que grandeur naturelle.

et qui ont, par conséquent, les plus grandes chances d'être semblables au point de vue de l'intelligence, comme par exemple le Chat et le Lion ou le Tigre, le Macaque de Buffon et le Cynocéphale sphinx, le Cobaye et le Cabiai, etc. (Voir fig. 105 et 106).

(1) Voir C. U. Ariens Kappers, Cerebral localization and the significance of sulci (*XVIIth. Intern. Congr. of Medicine*, London, 1913).

Les cas analogues à ceux du Lamantin me paraissent pouvoir s'expliquer de la façon suivante :

Dans l'accroissement cérébral répondant à une augmentation de l'intelligence, ce qui doit surtout augmenter, c'est les fibres d'association ; ces dernières n'allant que de cellule corticale à cellule corticale doivent produire surtout une augmentation de la surface cérébrale et, par conséquent, une accentuation de la gyrencéphalie.

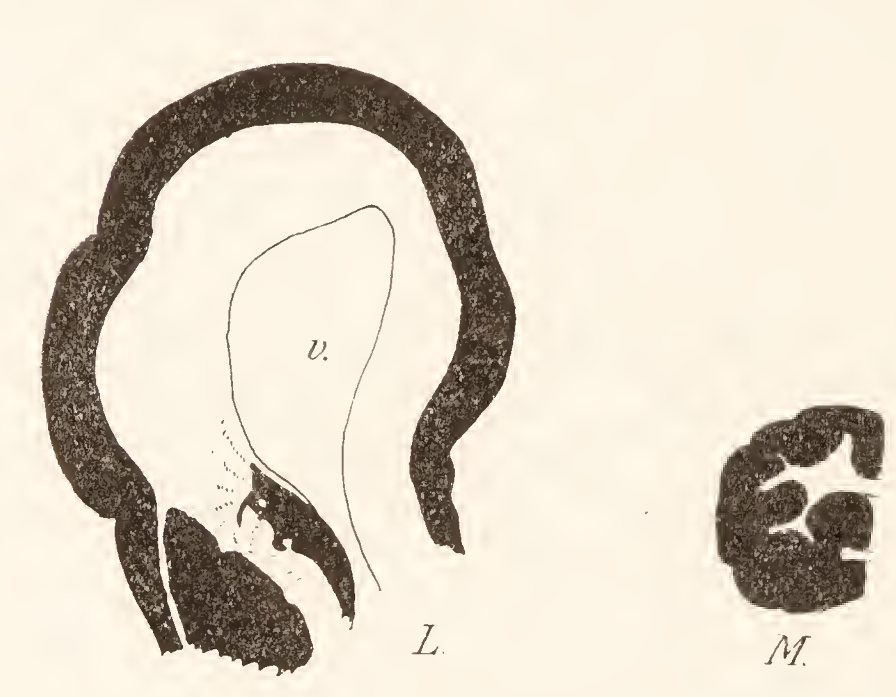


Fig. 107. — Coupe coronale du télencéphale du Lamantin (*Manatus senegalensis* Desm., n° 1921-258) (exemplaire très déformé) (L.) et de la *Zorilla zorilla* Gm. ♀, n° 1923-2236 (M.). — Substance grise en noir ; substance blanche en blanc. — *v.*, ventricule. G. N.

Dans l'accroissement cérébral qui répond à une augmentation de la masse somatique, ce qui doit surtout augmenter, c'est au contraire les fibres de projection ; or celles-ci doivent produire surtout une augmentation de la substance blanche profonde, par conséquent une augmentation du volume cérébral.

Le volume du cerveau du Lamantin, presque lissencéphale, serait surtout conditionné par sa masse somatique, et sa lissencéphalie relative serait un signe infiniment probable du peu d'importance de ses voies associatives et, par conséquent, de son faible développement intellectuel. Il semble d'ailleurs que, dans le cerveau du Lamantin, la substance blanche, surtout constituée par les fibres de projection, soit, proportionnellement à l'écorce, beaucoup plus développée que chez la plupart des autres Mammifères (Voir fig. 107).

Un gros cerveau lissencéphale doit, *a priori*, être surtout riche en substance blanche (1).

En somme, la supériorité intellectuelle paraît devoir se traduire bien plus par une augmentation de gyrencéphalie que par une augmentation de volume du cerveau.

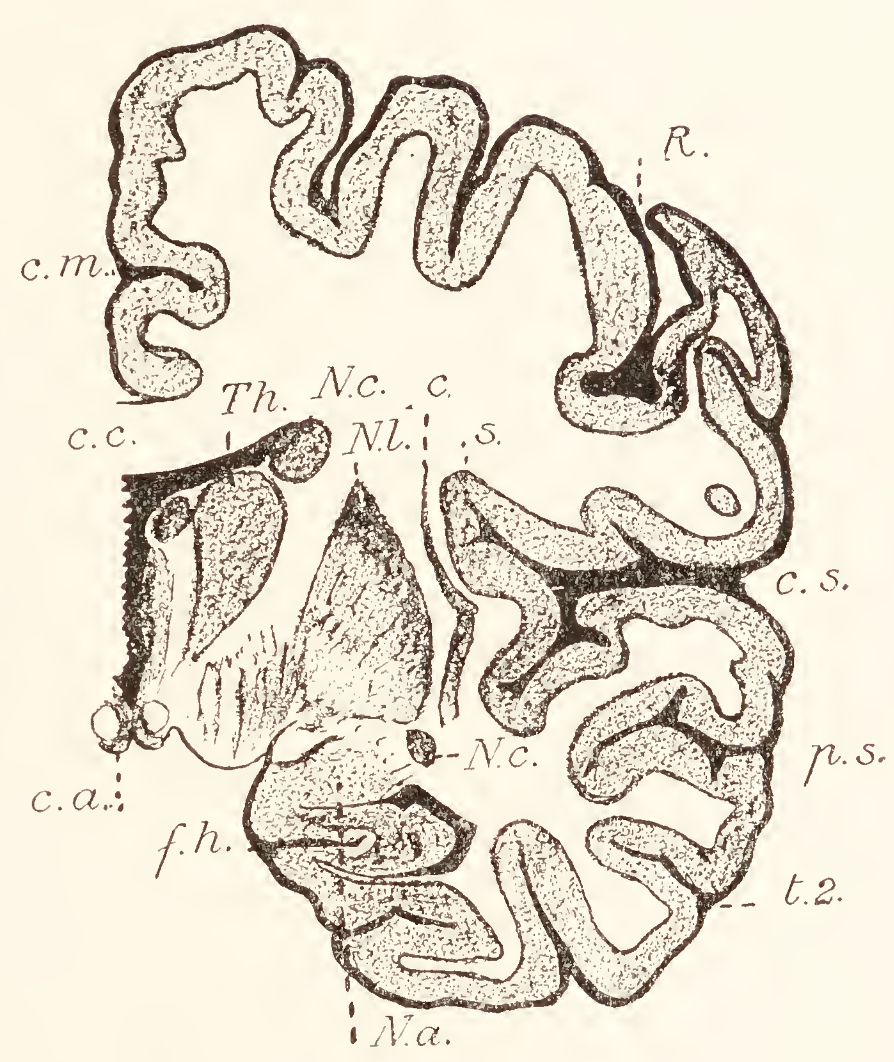


Fig. 108. — Coupe coronale d'un hémisphère humain passant à 70 millimètres environ du pôle frontal, pour montrer les rapports de la *suprasylvia* (S.)(circulaire supérieur de Reil) avec le noyau lenticulaire (N. *l.*). — *c. m.*, calloso-marginal ; R., Rolando ; C. S., complexe sylvien ; *p. s.*, *postsylvia* (parallèle) : *t.* 2., temporal 2 ; *f. h.*, *fissura hippocampi* ; *c. a.*, *corpus albicans* ; N. *c.*, noyau caudé ; N. *a.*, noyau amygdalien ; *c.*, *claustrum* ; *Th.*, *thalamus* ; *c. c.*, corps calleux . 3/4 de grandeur naturelle.

Quoi qu'il en soit, et si l'on se borne aux cas d'animaux d'intelligence égale et appartenant à un même groupe zoologique naturel, on peut se demander comment il se fait que l'augmentation de volume du cerveau entraîne celle de la gyrencéphalie. Baillarger (2) l'a expliqué en faisant observer qu'il est de loi géométrique que les volumes des corps semblables soient entre eux comme les cubes de

(1) Du cas du Lamantin doit être rapproché celui des Mégachiroptères, dont il a été question à propos du poids de l'encéphale (Voir chap. I, p. 52).

(2) Baillarger, De l'étendue de la surface du cerveau et de ses rapports avec l'intelligence (*Académie de Médecine*, 15 août 1845).

leurs diamètres, tandis que leurs surfaces sont entre elles comme le carré de ces mêmes diamètres. La formation des plissements du cerveau serait donc une conséquence géométrique nécessaire de son accroissement de volume (1). Et il n'y a pas lieu de chercher ailleurs le mécanisme général de la gyrencéphalie.

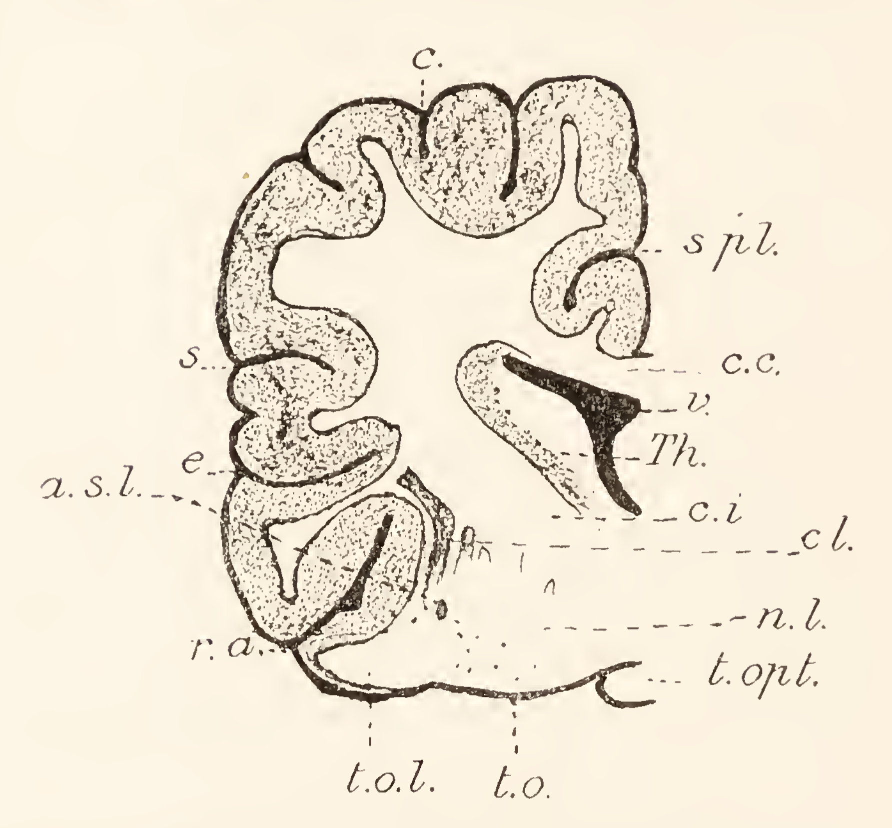


Fig. 109. — Coupe coronale d'un hémisphèère de Chien (n° 1925-40) au niveau de la région moyenne du tubercule olfactif (*t. o.*). — *c.*, coronal ; *spl.*, splénial ; *s.* *suprasylvia* ; *e.*, *ectosylvia* ; *r. a.*, rhinale antérieure ; *t. o. l.*, *tractus olfactorius lateralis* ; *t. op.*, *tractus opticus* ; *n. l.*, noyau lenticulaire ; *Th.*, *thalamus* ; *c. i.*, capsule interne ; *cl.*, *claustrum* ; *c. c.*, corps calleux ; *v.*, ventricule ; *a. s. l.*, artère striée latérale. G.N. × 1 1/2.

Quant à ce qui concerne l'apparition de sillons en certains endroits plutôt qu'à d'autres, plusieurs opinions ont été émises. On a invoqué l'action des vaisseaux (Reichert, Flesch, Seitz, C. v. Monakow), celle de la compression qu'exerce la boîte crânienne (Wundt, Schwalbe). Jelgersma a considéré les sillons comme résultant d'une disproportion entre l'accroissement de l'écorce et celui de la substance blanche sous-jacente. Schnopfhagen a pensé qu'ils résultaient d'une action de repoussement

(1) Ce principe géométrique est d'ailleurs d'une application et d'une portée très générale en morphogénie. C'est ainsi, en effet, que l'on doit, semble-t-il, expliquer avec Semper le mécanisme de la division cellulaire au cours du développement ontogénique. Lorsqu'une cellule s'accroît, il arrive un moment où elle doit nécessairement se diviser. C'est aussi pour cette raison qu'il est impossible que les animaux unicellulaires dépassent une certaine taille.

et d'écartement exercée par les fibres de la substance blanche. STRASSER enfin a soutenu que le rôle essentiel était joué par l'état même du neopallium au moment où le sillonnement débutait. On

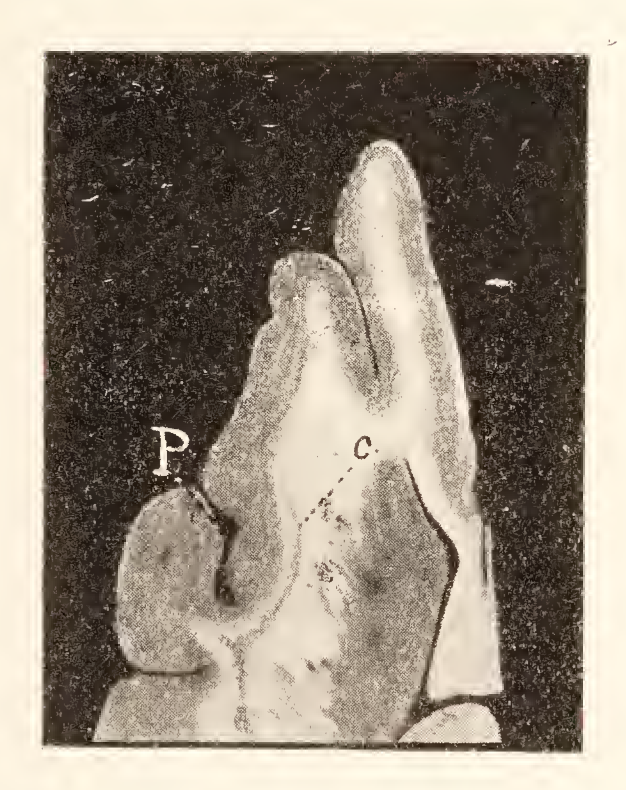


Fig. 110. — Les rapports de l'avant-mur (*claustrum*) et de la *presylvia* chez le Chien. — P., *presylvia* ; *c.*, *claustrum*. Coupe horizontale de l'extrémité antérieure de l'hémisphère gauche. G.N. × 1 1/2.



Fig. 111. — Les rapports de l'avant-mur (*claustrum*, C.) et du circulaire antérieur de Reil (*c. a.* R., *presylvia*) chez l'Homme. — G., strie de Gennari. Coupe horizontale de l'hémisphère droit passant à 65 millimètres au-dessus du bord supérieur. (D'après DÉJERINE.) 3/4 de grandeur naturelle.

conçoit que très variées doivent être les causes qui peuvent intervenir. Le changement d'épaisseur de la paroi à un certain niveau, la présence d'une formation particulière à son intérieur me paraissent, par exemple,

jouer un rôle très important. La branche antérieure de la *suprasylvia* (en partie le circulaire supérieur de Reil des Primates) se creuse chez l'Homme et beaucoup d'autres Mammifères à la limite supérieure de l'épaississement que constituent les noyaux gris centraux (Voir fig. 108 et 109); la *presylvia* coïncide partout avec le bord antérieur de l'avant-mur (Voir fig. 110 et 131). La strie de Gennari marque, sur

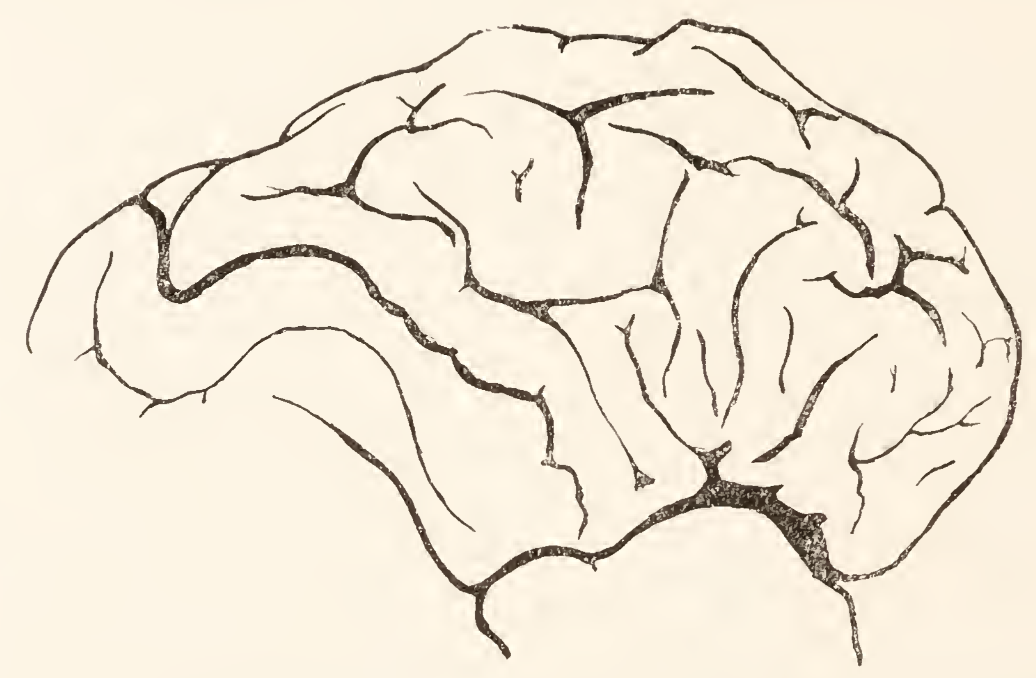


Fig. 113. — Face externe du lobe frontal droit chez un acrocéphale humain pour montrer la prédominance des sillons verticaux (radiaires) sur les sillons horizontaux. (D'après G. Papillault.)

la face externe du neopallium des Singes, le bord de l'opercule occipital, lèvre postérieure du *sulcus lunatus*, et s'arrête d'autre part à la lèvre supérieure de l'occipital inférieur [Voir fig. 112, 148 (dans la planche de la page 259) et 206].

La forme de la boîte crânienne et, par conséquent, celle de son contenu, le cerveau, influent considérablement sur la direction générale des plissements : alors que les cerveaux allongés d'avant en arrière, tels que ceux des Ongulés, ont surtout des plissements longitudinaux, dans les cerveaux de forme subsphérique, comme le sont ceux des Primates et surtout celui de l'Homme, on voit exister un ensemble de sillons radiaires qui sont précisément caractéristiques de cette forme

(sillons central, précentral, postcentral, etc.). Calori, L. Meyer, Meynert, Rudinger, Zuckerkandl ont observé que, chez l'Homme, les sillons longitudinaux prédominent chez les dolichocéphales et les sillons radiaires chez les brachycéphales.

Papillault (1) a montré aussi, chez un acrocéphale (synostose prématurée de la suture coronale ayant empêché l'expansion du crâne en avant et provoqué son développement en hauteur), la prédominance marquée dans le lobe frontal des sillons verticaux sur les sillons horizontaux (Voir fig. 113). Des expériences déjà anciennes, pratiquées par moi-même, ont aussi bien montré, je le pense du moins, que les recouvrants musculaires (temporaux et muscles de la nuque) de la boîte crânienne constituent, chez certains Mammifères, un très sérieux obstacle à l'accroissement cérébral, au moins en une certaine direction, au cours de l'ontogénie individuelle, et deviennent ainsi des facteurs de plissements (2).

Enfin, il est hors de doute que les vaisseaux peuvent aussi jouer un rôle (3).

Quoi qu'il en soit, toutes ces causes, toutes celles que l'on a invoquées et que j'ai rappelées brièvement, doivent être considérées comme étant surtout des causes de localisation, la gyrencéphalie elle-même devant s'expliquer par les raisons géométriques qui ont été exposées plus haut.

(1) G. Papillault, Les sillons du lobe frontal et leurs homologies (*Revue de l'École d'Anthropologie*, 1903, voir fig. 60).

(2) R. Anthony, Introduction à l'étude expérimentale de la morphogénie. Modifications crâniennes consécutives à l'ablation d'un crotaphyte chez le Chien et considérations sur le rôle morphogénique de ce muscle (*Bull. et Mém. Soc. Anthrop. de Paris*, 1903 ; *Journ. de Physiol. et de Pathol. gén.*, 1903).

(3) Tous les vaisseaux ne coïncident pas avec des plissements : la coïncidence n'existe guère que pour les gros vaisseaux, et, peut-être, peut-on dire alors qu'ils se logent là où la place leur est laissée. Quant aux petits vaisseaux, on les voit souvent traverser des circonvolutions, y creusant de légers sillons peu profonds et à bords taillés presque à pic, aussi larges au fond qu'à l'entrée ; par ces caractères, ces sillons vasculaires se distinguent aisément des vrais plissement snéopalléaux.

II. — Le neopallium des non-Primates.

Pour l'étude du neopallium des non-Primates, nous prendrons encore comme type les Carnassiers, signalant seulement au passage les particularités les plus intéressantes que l'on peut noter chez les autres Mammifères ; c'est le neopallium des Carnassiers qui conduit le mieux à comprendre celui des Singes et celui de l'Homme.

Nous nous fonderons surtout sur la description du neopallium des Canidés, qui est le plus simple de tous, mais en notant aussi les différences, dont quelques-unes sont extrêmement importantes, que l'on constate dans les autres familles de l'ordre.

Allongé et aplati, le cerveau d'un Carnassier présente comme caractéristique générale le fait que tous ses sillons néopalléaux ont, dans l'ensemble, une direction antéro-postérieure. Il en est d'ailleurs de même chez tous les non-Primates, dont le cerveau présente le même allongement et le même aplatissement. Ce caractère est plus marqué encore dans le cerveau de la plupart des Ongulés (Ruminants par exemple) que dans celui des Carnassiers.

Si on considère, par sa face externe, un cerveau de Chien, de Loup, de Chacal ou de Renard (Voir fig. 45 et 114), on aperçoit immédiatement la scissure rhinale, avec ses deux parties antérieure et postérieure, qui limite le neopallium du rhinencéphale. Nous avons déjà parlé de cette scissure à propos du rhinencéphale ; il est donc inutile d'y revenir.

Le neopallium, situé au-dessus de la scissure rhinale, présente un système de sillons s'étendant d'avant en arrière, mais ayant la forme de fers à cheval qui s'emboîtent les uns dans les autres.

Le second de ces sillons arqués, en partant de la base, c'est-à-dire de la rhinale, et qui, chez les Mammifères, d'une façon générale, coïncide avec la limite supérieure du corps strié ou est situé au-dessus d'elle, en étant plus ou moins distant suivant les cas, est la *suprasylvia*, dont on distingue parfois la partie postérieure ou branche réfléchie sous le nom de *postsylvia*. La *suprasylvia* est le plus important des sillons de la face externe du cerveau ; c'est toujours le premier qui apparaît sur la face externe au cours de l'ontogénie individuelle ; d'autre part, quand un neopallium est presque lisse, ne présentant qu'un seul sillon à sa face externe, ce sillon est la *suprasylvia*.

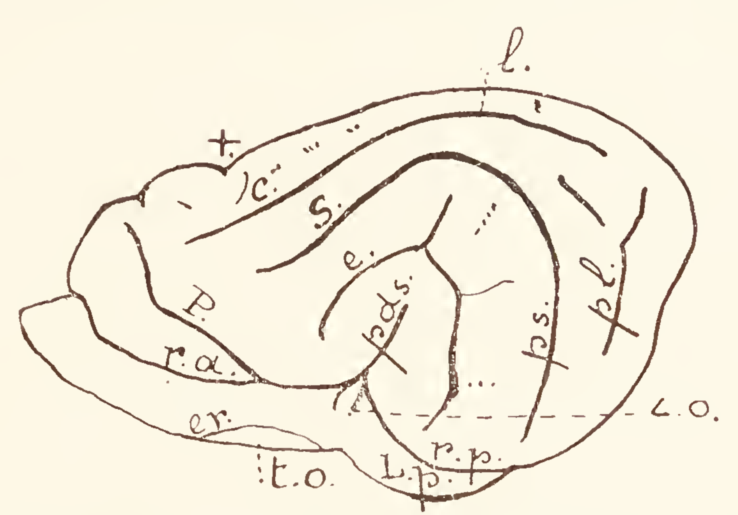


Fig. 114. — Face externe gauche d'un cerveau de Renard [*Canis* (*vulpes*) *alopex* L. ♀, n° 1924-10]. — *t. o.*, tubercule olfactif ; *L. p.*, lobe piriforme ; *r. a.*, rhinale antérieure ; *r. p.*, rhinale postérieure ; *i. o.*, *incisura olfactoria* ; P., *presylvia* ; S., *suprasylvia* ; *ps.*, *postsylvia* ; *c.*, coronal ; *l.*, latéral ; *pl.*, postlatéral ; *pds.*, *pseudosylvia* ; *e.*, *ectosylvia* ; +, crucial. G.N.

Se branchant obliquement sur la rhinale antérieure, existe un autre sillon dirigé de bas en haut et d'arrière en avant, le plus souvent recourbé en arrière à son extrémité supérieure : c'est la *presylvia*. Sa caractéristique essentielle est de coïncider partout avec la limite antérieure du *claustrum* (Voir fig. 110) formation que nous décrirons avec les noyaux gris centraux. C'est aussi un sillon de formation extrêmement précoce et, d'autre part, on le trouve accompagnant la *suprasylvia* quand le cerveau est assez circonvolutionné pour posséder plus d'un plissement sur sa face externe.

Ces deux sillons très précoces, *suprasylvia* et *presylvia*, qui existent seuls, comme je l'ai dit, sur la face externe des

cerveaux mammaliens lorsqu'ils commencent à acquérir une certaine complication, peuvent être considérés comme les sillons les plus fondamentaux du neopallium. Ils délimitent à sa surface deux territoires naturels : en dedans d'eux, le territoire central, auquel, avec A.-S. DE SANTA-MARIA, j'ai donné ce nom en raison de ce qu'il correspond en tout ou en partie aux noyaux gris centraux (corps striés, *claustrum*), et, en dehors d'eux, le territoire périphérique, qui, correspondant au centre ovale, comprend tout le reste de l'hémisphère, en d'autres termes la périphérie de sa face externe autour du territoire central et toute sa face interne jusqu'à la limite rhinencéphalique, c'est-à-dire jusqu'à la *fissura hippocampi*.

Le territoire central et le territoire périphérique communiquent : en avant et en haut par un large pli de passage situé immédiatement en arrière de la *presylvia* et appelé le *gyrus reuniens* ; en arrière et en bas, par un autre pli de passage situé au-dessous de l'extrémité de la *postsylvia*.

Du côté de la face interne, le territoire périphérique communique avec le rhinencéphale : en bas, par le pli néobasal qui conduit au lobe piriforme ; en haut, par le pli rétrocalleux qui conduit au *gyrus Andreae Retzii* (Voir p. 154).

α. — Territoire central.

Le territoire central, limité en bas par les scissures rhinales antérieure et postérieure qui le séparent du rhinencéphale, en avant par la *presylvia*, et, en haut et en arrière, par la *suprasylvia*, ne possède que deux sillons : α. l'*ectosylvia*, concentrique et intérieure à la *suprasylvia* et en épousant la forme ; la courbe qu'elle dessine est souvent prolongée à son sommet par une petite incisure qui marque l'axe de la circonvolution

que limite en haut la *suprasylvia* ; β. la *pseudosylvia*, qui part du point de coudure de la rhinale et correspond aussi à l'*incisura olfactoria* sur le rhinencéphale, ces deux plissements paraissant, ainsi que la coudure même de la rhinale, être en rapport avec la production de la flexion télencéphalique à ce niveau. La *pseudosylvia* peut être regardée comme le sillon axial de l'*ectosylvia* (Voir fig. 114).

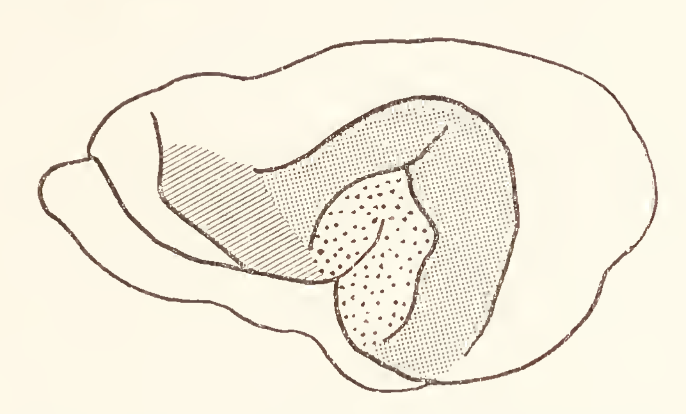


Fig. 115. — Les subdivisions du territoire central chez le Renard. Le *gyrus arcuatus 1* est en pointillé. Le *gyrus arcuatus 2* est en grisé. Le *gyrus reuniens* est en hachures. G. N.

Du fait de la présence de ces sillons, on peut reconnaître dans le territoire central trois circonvolutions :

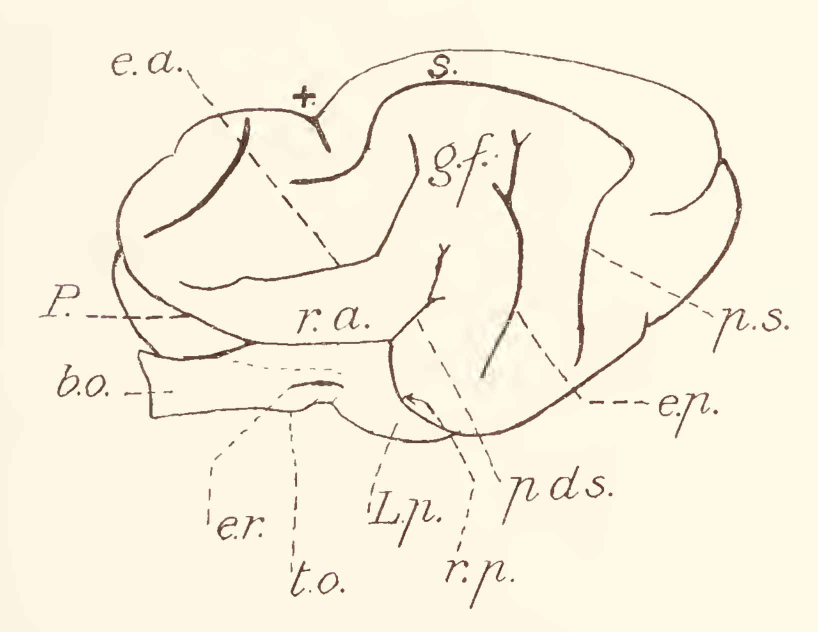


Fig. 116. — Face externe gauche du télencéphale chez un Lynx (*Lynchus rufa* Guldenst. ♂, n° 1922-64). — *b. o.*, bulbe olfactif; *er.*, endorhinale; *t. o.*, tubercule olfactif ; *L. p.*, lobe piriforme ; *r. a.*, rhinale antérieure; *r.p.* rhinale postérieure; *pds.*, *pseudosylvia* ; P., *presylvia* ; *e. a.*, *ectosylvia* antérieure ; *e. p.*, *ectosylvia* postérieure ; S., *suprasylvia* ; *ps.*, *postsylvia* ; *g. f.*, *gyrus felinus* ; +, crucial. G. N.

Gyrus arcuatus 1, développé autour de la *pseudosylvia* et ayant l'*ectosylvia* pour limite supérieure ;

Gyrus arcuatus 2, compris entre l'*ectosylvia* et la *suprasylvia* ;

Gyrus reuniens, ainsi appelé parce qu'il fait communiquer non seulement le *gyrus arcuatus 1* avec le *gyrus arcuatus 2*, mais aussi le territoire central avec le territoire périphérique (Voir fig. 115).

Cette brève description du territoire central se rapporte

seulement aux Canidés. Chez les autres Carnassiers, il existe des différences qu'on ne saurait négliger.

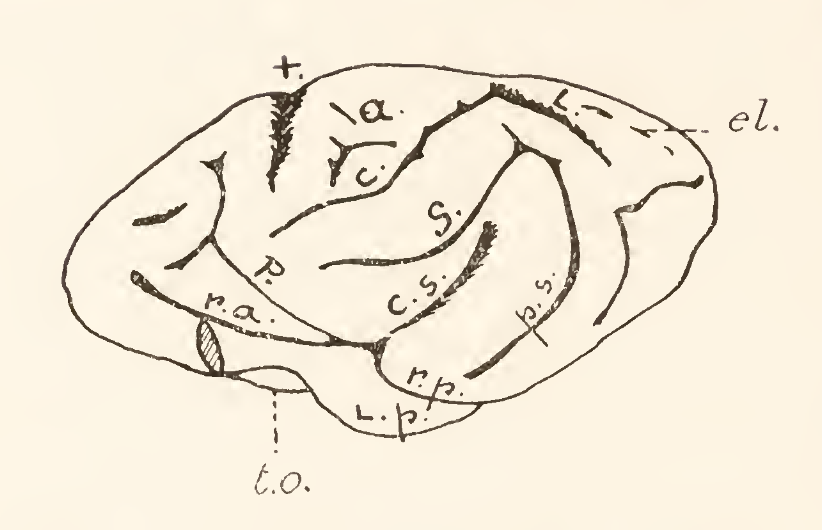


Fig. 117. — Face externe gauche du télencéphale chez un Procyonidé, Coati (*Nasua fusca* F. Cuvier ♀, nº 1923-2430). — *r. a.*, rhinale antérieure ; *r. p.*, rhinale postérieure ; *t. o.*, tubercule olfactif ; L. *p.*, lobe piriforme : *c. s.*, complexe sylvien ; P., *presylvia* ; S., *suprasylvia* ; *p. s.*, *postsylvia* ; C., coronal ; L., latéral ; *el.*, entolatéral ; *a.*, *ansatus* ; +, crucial. G. N.

Nous ne nous arrêterons pas aux Viverridés, dont la morphologie néopalléale n'est pas indispensable à connaître en détails pour comprendre celle des Primates. D'ailleurs, les difficultés d'interprétation sont ici telles qu'on ne peut s'entendre encore sur le sens à donner aux dispositions observées.

Chez les Félidés et les Hyaenidés, l'*ectosylvia* est toujours interrompue en son point de coudure par un pli de passage, le *gyrus felinus*, qui fait communiquer le *gyrus arcuatus 1* avec le *gyrus arcuatus 2* (Voir fig. 116) (1).

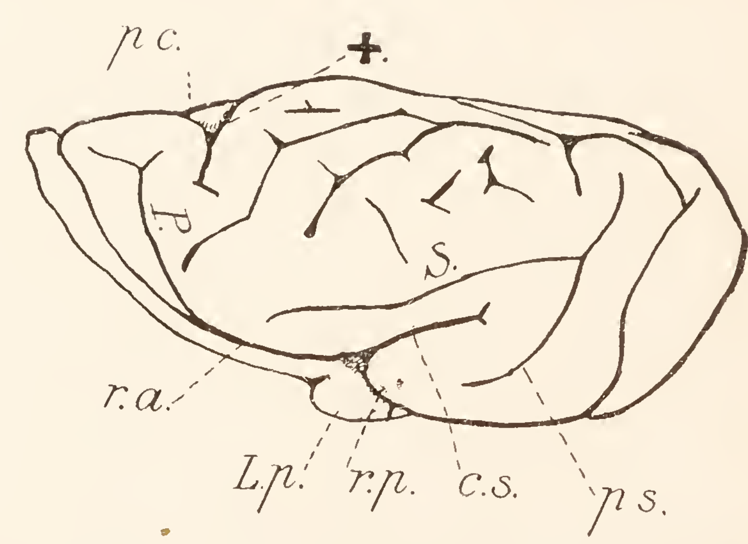


Fig. 118. — Face externe gauche du télencéphale chez un Mustélidé, Loutre (*Lutra lutra* L. nº 1924-371).—*p.c.*, précrucial. Pour la signification des autres lettres, voir la légende de la figure 117. Grandeur naturelle.

Chez les Procyonidés, les Mustélidés et les Ursidés, qui constituent d'ailleurs à l'intérieur de l'ordre des Carnassiers un groupe homogène, celui des Arctoïdes, s'opposant à celui

(1) Notons que cette disposition se rencontre à titre exceptionnel chez le Chien (Voir F.-X. Lesbre, Étude des circonvolutions cérébrales dans la série des

des Aeluroïdes formé des Félidés, Viverridés et Hyaenidés (1), on constate l'intervention d'un processus remarquable et que nous allons maintenant décrire.

Chez les premiers, c'est-à-dire les Procyonidés (*Procyon, Nasua, Ailurus,* etc.) et les Mustélidés (*Gulo, Mellivora, Meles, Lutra,* etc.), en raison du développement excessif de

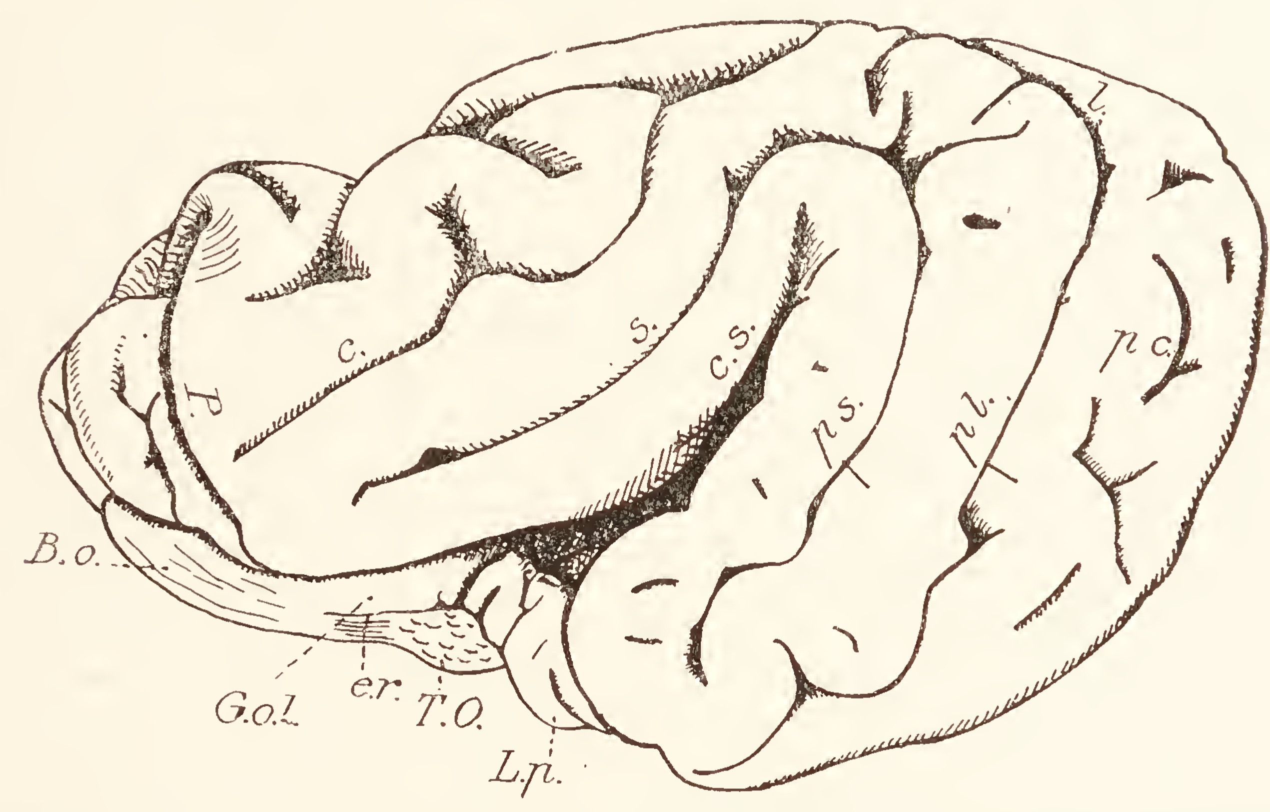


Fig. 119. — Face externe gauche d'un cerveau d'Ours blanc (*Thalassarctos maritimus* Desm. ♀, n° 1912-103). — B. *o.*, bulbe olfactif ; G. *o. l.*, *gyrus olfactorius lateralis* ; *e. r.*, endorhinale ; *T.* O., tubercule olfactif ; *L. p.*, lobe piriforme ; C. S., complexe sylvien ; P., *prosylvia* ; S., *suprasylvia* ; *ps.*, *postsylvia* ; *c.*, coronal ; *l.*, latéral ; *pl.*, postlatéral ; *pc.*, paracaudaux. G. N.

la lèvre supérieure de l'*ectosylvia*, tout le *gyrus arcuatus 1* se trouve operculisé, de telle sorte qu'il existe un véritable complexe sylvien, tel que celui que nous décrirons chez les Primates ; en d'autres termes, on voit, à la surface, occupant la place de la *pseudosylvia*, un sillon qui, lorsqu'on en écarte les bords, laisse apparaître une région operculisée au centre

Mammifères domestiques. Comparaisons avec l'Homme (*Bull. Soc. Sc. vétérin. Lyon*, 7 février 1904). J'ai personnellement aussi observé quelques cas de cette anomalie.

(1) Les Canidés forment à eux seuls un troisième groupe, les Cynoïdes, qu'on considère comme intermédiaire entre les Aeluroïdes et les Arctoïdes.

de laquelle est la véritable *pseudosylvia* ; la limite de cette région operculisée est l'*ectosylvia*. C'est donc le *gyrus arcuatus 2* qui forme ici les bords du complexe sylvien (Voir fig. 117 et 118).

Chez les Ursidés, il en est le plus souvent exactement de même (Voir fig. 119 et 120). Cependant, l'operculisation

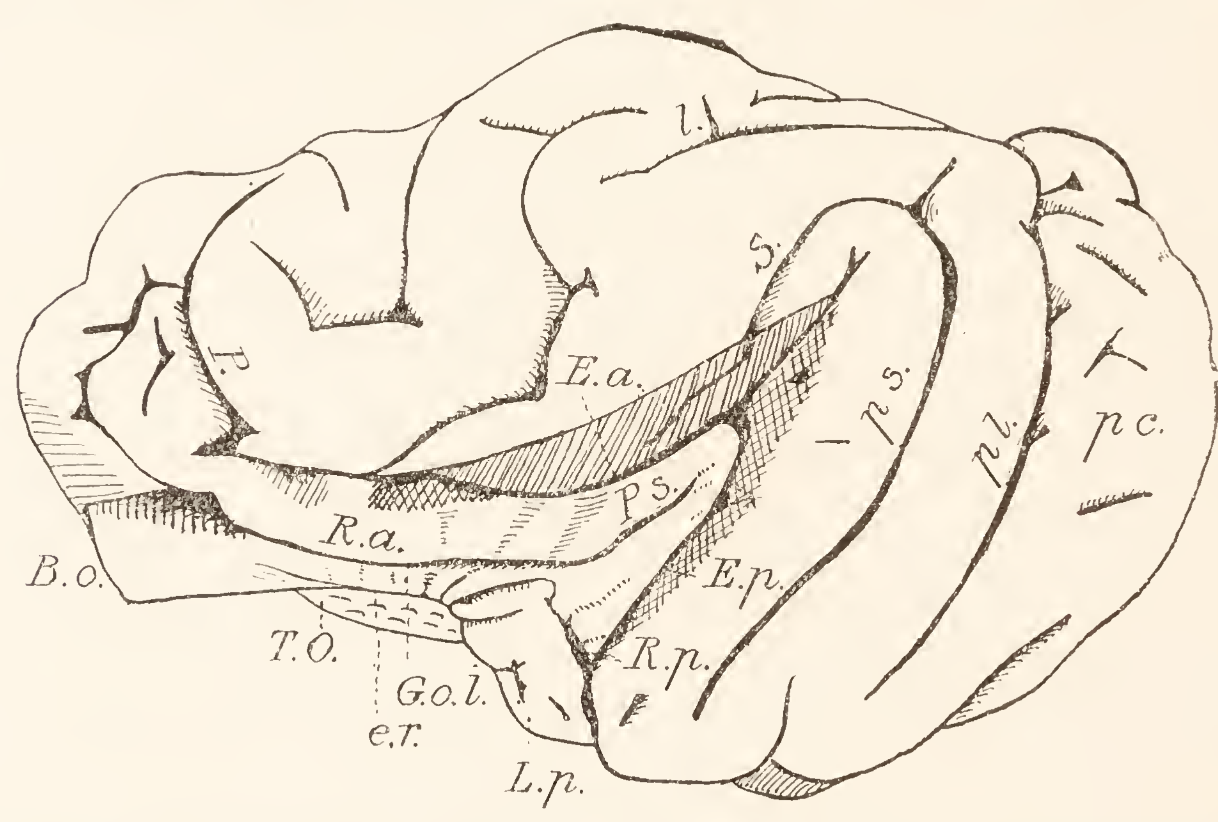


Fig. 120. — Face externe gauche d'un cerveau d'*Euarctos americanus* Pallas (n° 1913-421); dissection du territoire central operculisé. — R. *a.*, rhinale antérieure; *R. p.*, rhinale postérieure ; Ps., *pseudosylvia*; *ps.*, *postsylvia* ; E. *a.*, *ectosylvia* antérieure; E. *p.*, *ectosylvia* postérieure. Pour la signification des autres lettres, voir la légende de la figure 119. G. N.

tend quelquefois à s'étendre au delà des limites du *gyrus arcuatus 1*, puisque G. Elliot-Smith (1) a cité le cas d'un *Ursus*, probablement, dit-il, *labiatus* (*Ursus thibetanus* F. Cuv.), chez lequel toute la partie antérieure ou directe de la circonvolution 2 était aussi operculisée ; l'opercule était alors formé en avant par une région du neopallium dépendant du territoire périphérique et non par le *gyrus arcuatus 2* (2).

(1) G. Elliot-Smith, *Cat. of the Physiol. series. Royal Coll. of Surgeons*, II, 2e édition, 1902.

(2) Notons que, chez les Ursidés, la *presylvia* se branche non sur la rhinale antérieure, mais sur la branche antérieure de l'*ectosylvia*.

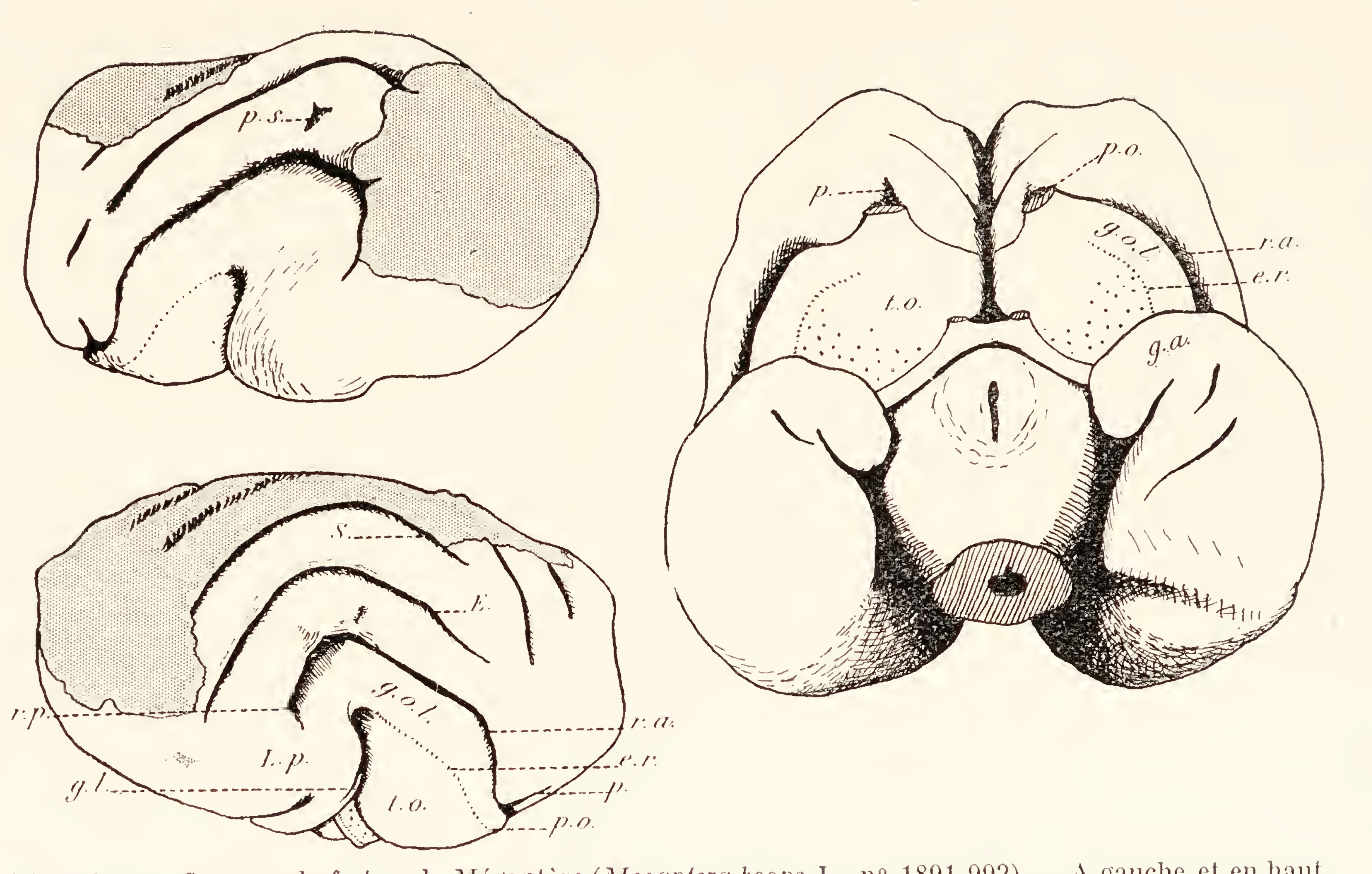


Fig. 121. — Cerveau de fœtus de Mégaptère (*Megaptera boops* L., n° 1891-992). — A gauche et en haut, hémisphère gauche, vue latérale externe ; à gauche et en bas, hémisphère droit, vue latérale externe ; à droite, vue inférieure de l'encéphale : *ps.*, ébauche de la *pseudosylvia* ; S., *suprasylvia* ; E., *ectosylvia* ; *p.*, *presylvia* ; *r. p.*, rhinale postérieure ; *r. a.*, rhinale antérieure ; *g. o. l.*, *gyrus olfactorius lateralis* ; L. *p.*, lobe piriforme ; *e. r.*, endorhinale : *g. l.*, *gyrus lunaris* ; *t. o.*, tubercule olfactif : *p. o.*, pédoncule olfactif ; *g. a.*, *gyrus ambiens*. G. N.

Cette dernière disposition tend à devenir ou devient la norme chez les Pinnipèdes (Phoque, Morse, Otarie), qui sont d'ailleurs aussi des Arctoïdes, modifiés par la vie dans les eaux.

L'operculisation d'une partie du territoire central n'est pas le fait des seuls Carnassiers arctoïdes ; elle existe peut-être chez les Ongulés, dont le développement cérébral n'est pas assez bien connu pour que l'on puisse encore être affirmatif et précis en ce qui les concerne. Nous verrons enfin qu'elle est la caractéristique essentielle du neopallium des Primates.

Quant à ce qui est des Cétacés, s'il est possible qu'il existe une operculisation d'une partie du territoire central néopalléal chez les Delphinidés (et nous avons envisagé cette hypothèse lorsque nous avons traité du rhinencéphale, voir p. 127 et fig. 46), il semble bien, d'autre part, que, chez les Mysticètes, très différents, comme l'on sait, à tous les égards des Delphinidés, le sillon d'operculisation soit la rhinale, le territoire operculisé étant par conséquent tout entier rhinencéphalique, ainsi que m'a permis de l'avancer l'étude d'un cerveau fœtal de *Megaptera boops* L. (1) (Voir fig. 121).

β. — **Territoire périphérique.**

Le territoire périphérique s'étend à la fois sur la face externe et sur la face interne de l'hémisphère.

Sur la face externe (Voir fig. 45, 114, 116, 117, 118, 119, 120), au-dessus de la *suprasylvia*, existe un long sillon qui en épouse les contours : c'est le corono-latéral, souvent divisé en deux parties : le coronal en avant, le latéral en arrière, la partie postérieure ou réfléchie de celui-ci étant souvent désignée sous le nom de *post-latéral*. Entre le latéral et la *suprasylvia* est quelquefois, chez les gros Carnassiers, un sillon de même direction, souvent fragmenté, l'ectolatéral ; de même, un

(1) R. ANTHONY, Sur un cerveau de fœtus de Mégaptère (*C. R. Acad. des Sc.*, 9 novembre 1925.

entolatéral, souvent fragmenté aussi, existe quelquefois au-dessus (ou en dedans) du latéral; sa présence est même plus fréquente que celle de l'ectolatéral. Toute la région néopalléale qui s'étend entre la *suprasylvia* et le corono-latéral est le *gyrus arcuatus 3.* Sur la lèvre supérieure du corono-latéral se branche souvent, en avant, c'est-à-dire au point que l'on peut considérer comme marquant l'union de

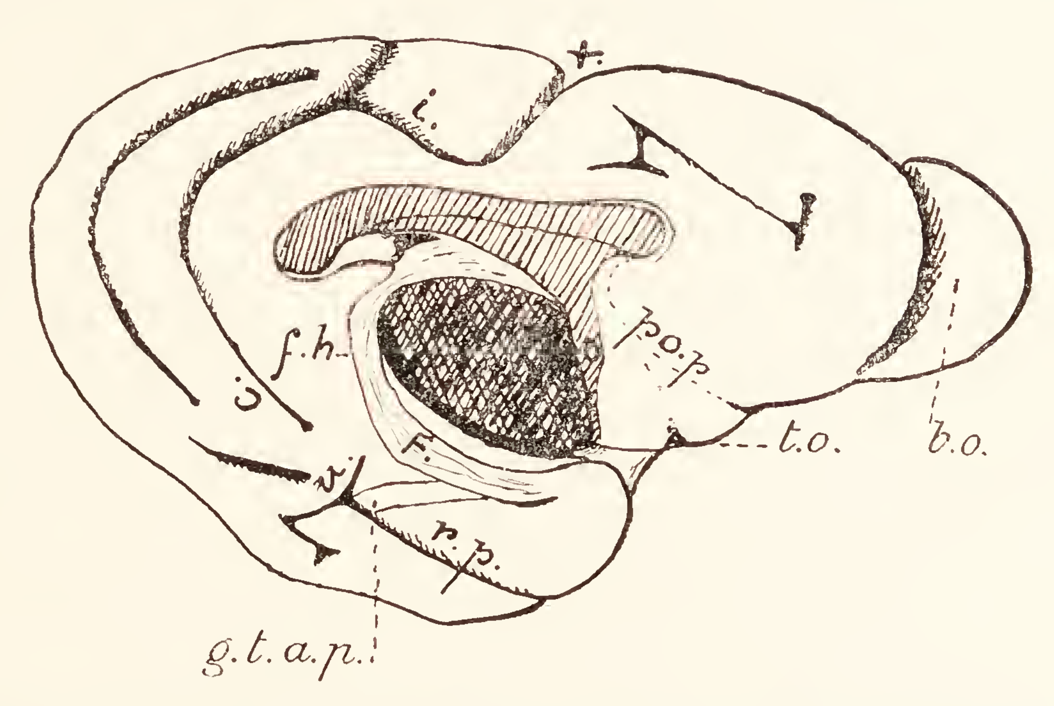


Fig. 122. — Face mésiale gauche d'un cerveau de Chacal (*Canis aureus* L. ♀, nº 1920-74). — *b. o.*, bulbe olfactif ; *p o. p.*, *sulcus parolfactorius posterior* ; *t. o.*, tubercule olfactif ; F., *fornix* ; *f. h.*, *fissura hippocampi* ; *g. t. a. p.*, *gyrus transversus areae piriformis* ; *r. p.*, rhinale postérieure ; *u.*, *ursinus* ; *c.*, calcarine ; *i.*, intercalaire ; +, crucial. G. N.

ses deux parties constitutives, un court sillon, l'*ansatus*, qui se dirige de bas en haut et d'arrière en avant. Ce sillon est, chez les Mammifères, d'une façon générale, plus développé dans les cerveaux qui atteignent une certaine hauteur que dans les cerveaux surbaissés. C'est un représentant de ces plissements radiaires que nous verrons si nombreux chez les Primates, où leur présence est en rapport avec la forme subsphérique du cerveau. Enfin, il faut signaler que le crucial (1),

(1) Le nom de crucial donné à ce sillon vient de ce que, lorsque l'on regarde un cerveau de Carnassier en *norma verticalis*, les deux sillons en question, droit et gauche, forment une croix avec la fente interhémisphérique.

venu de la face interne, se prolonge jusque sur la face externe du cerveau, se développant à l'intérieur d'une concavité du coronal; la circonvolution qui entoure le crucial, limitée en bas par le coronal, a nom *gyrus sigmoïde* ; elle correspond à l'aire de la motricité volontaire.

Sur la face interne de l'hémisphère (Voir fig. 12, 51 et 122), et circonscrivant son hile, on distingue, chez les Carnassiers, un long sillon, le splénial, formé de la réunion de plusieurs éléments, qui d'ailleurs peuvent être séparés. Ces éléments sont : 1° en arrière, la calcarine, plissement très important, car c'est l'un des plus précoces de tout le neopallium, quelquefois, dans certains groupes, les Primates par exemple, plus précoce même, au moins quant à l'une des parties du système calcarin ici très compliqué, que la *suprasylvia* sur la face externe, le seul aussi qui, avec cette dernière, est le plus souvent représenté dans les cerveaux qui sont assez peu plissés pour n'avoir que deux sillons (1); la calcarine, qui d'ailleurs est très simple chez les Carnassiers, marque sur la face mésiale de l'hémisphère la limite antérieure de l'aire visuelle ou striée, aussi l'appelle-t-on souvent *praestriatus*; parfois, chez le Chien, la calcarine est en continuité au moins superficielle avec la rhinale postérieure ; — 2° dans la région moyenne, audessus du corps calleux, l'intercalaire ; — 3° enfin, en avant, le crucial, qui dépasse d'ordinaire largement le bord mésial de l'hémisphère passant sur la face externe, ainsi que je l'ai déjà dit. Chez les Arctoïdes, le crucial, qui est très développé, donne, dans la région de la voûte, une branche qui, d'ailleurs, est souvent séparée du crucial par un pli de passage, se diri-

(1) Chez l'Hapale, par exemple, parmi les Primates, nous verrons qu'il n'existe que deux plissements : sur la face externe, un complexe sylvien dont la production est étroitement liée au développement de la *suprasylvia*; sur la face interne, une rétrocalcarine, portion du système calcarin (Voir p. 298).

geant de dehors en dedans et d'arrière en avant; c'est le précrucial. Les cruciaux et les précruciaux déterminent sur la face verticale de l'encéphale une aire losangique appelée *losange ursin* (Voir fig. 123), lequel, en dépit de son nom,

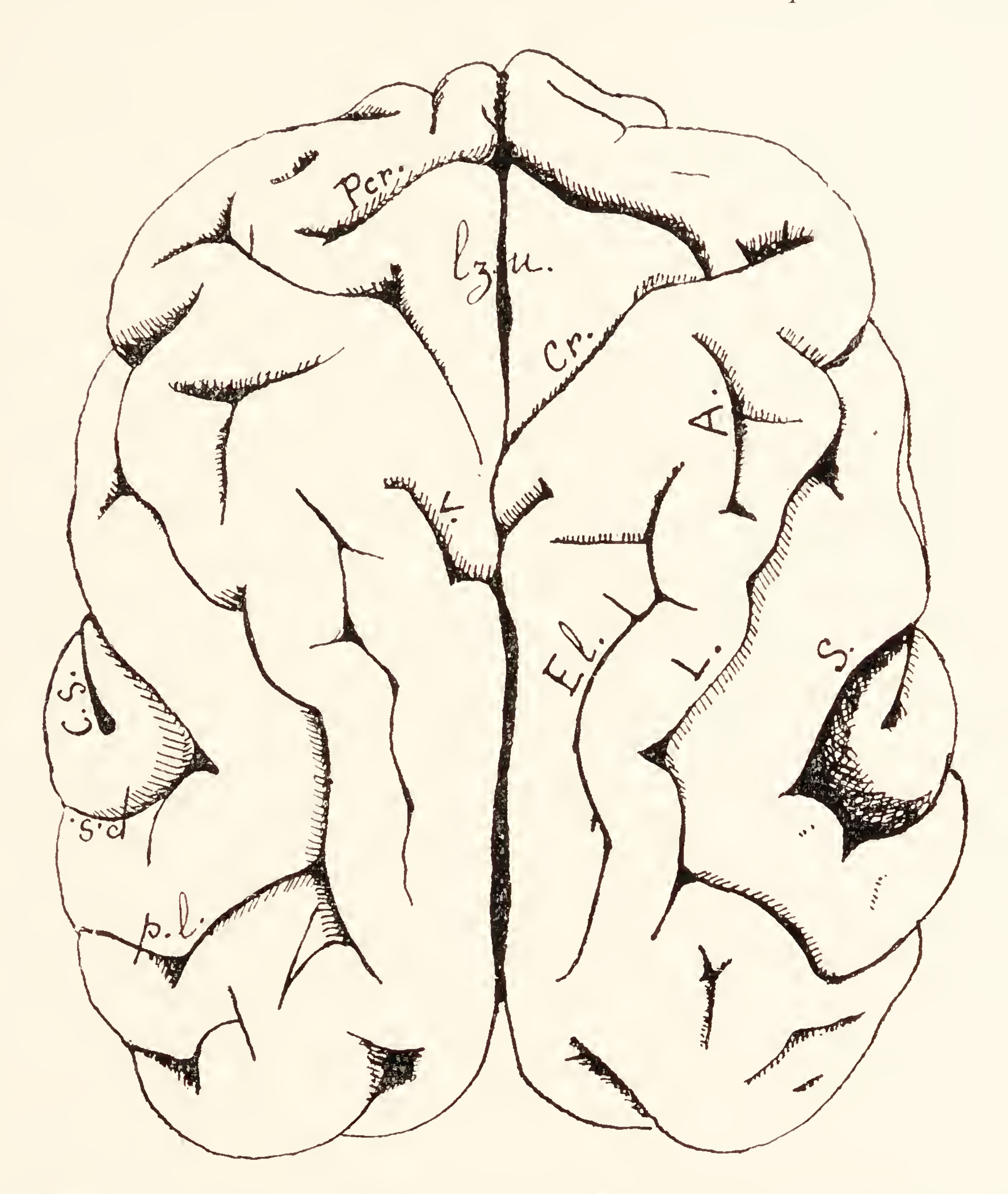


Fig. 123. — Face supérieure d'un cerveau d'Ours (*Ursus arctos* L. ♂, n° 1911-216). — C. S., complexe sylvien ; S., *suprasylvia* ; *ps.*, *postsylvia* ; L., latéral ; *p. l.*, postlatéral ; *El.*, entolatéral ; A., *ansatus* ; V., vertical ; *Cr.*, crucial ; *Pcr.*, précucial ; *lz. u.*, lozange ursin. G. N.

n'est pourtant pas rigoureusement particulier aux Ours.

La face interne de l'hémisphère des Carnassiers peut encore comporter : dans la région antérieure, le *genualis*, qui contourne l'extrémité antérieure du corps calleux et, en avant de lui, le rostral ; dans la région postérieure, le collatéral et,

en arrière du splénial, l'*ursinus*, commun à tous les Arctoïdes (Voir fig. 122), mais particulièrement développé chez les Ours ; ce sillon, situé à l'extrémité de la rhinale postérieure, l'operculise souvent par sa lèvre postérieure chez les Ursidés.

Tels sont les sillons fondamentaux du neopallium des Carnassiers. Ceux que l'on peut y observer encore, aussi bien dans le territoire périphérique que dans le territoire central, ne sont que des sillons de complication, dont le nombre et la complexité sont en rapport avec le volume même de l'organe. C'est chez les Ours, les grands Félins et les Pinnipèdes, animaux à très gros cerveaux, qu'ils sont développés au maximum.

III. — Le neopallium des Primates (1).

Ramener le neopallium des Primates à celui des non-Primates n'est possible que depuis très peu de temps. Ce ne l'est d'ailleurs devenu qu'à la suite des travaux de WILLIAM TURNER, de G. ELLIOT-SMITH, de HOLL, de R. ANTHONY et A.-S. DE SANTA-MARIA, de C. U. ARIENS KAPPERS (2).

(1) Bien qu'à certains égards les Lémuriens soient très différents des Singes et de l'Homme et que de nombreux auteurs, se basant sur des arguments dont on ne saurait nier l'importance, veuillent les en séparer, nous les comprendrons ici dans l'ordre des Primates. A ne considérer que le télencéphale, ils sont en effet étroitement liés aux Singes et à l'Homme.

(2) Voir à ce sujet :

William TURNER, Comparison of the convolutions of the Seals and Walrus with those of the Carnivora and those of Apes and Man (*Journ. of Anat. and Physiology*, vol. XXII, 1888).

ID., The convolutions of the Brain, a study in comparative anatomy (*Verhandl. d. X. Intern. med. Congr.*, Berlin, 1892).

G. ELLIOT-SMITH, On the morphology of the Brain in the Mammalia with special reference to that of the Lemurs recent and extinct (*Trans. of the Linn. Soc. of London*, 2e série, vol. VIII, Zool., 1900-1903).

ID., On the homology of the cerebral sulci (*Journ. of Anat. and Phys.*, vol. XXXVI, 1902).

HOLL, Ueber die Insel des Menschen and Anthropoïdengehirnes (*Arch. f. Anat. und Physiol.*, 1902).

ID., Die Insel des Menschen und Affengehirnes und ihre Beziehung zum Schlafenlappen (*Sitz. der K. Akad. der Wissensch. in Wien.*, Bd. CXVII, 1908).

Jusqu'à ces dernières années, on avait toujours décrit le neopallium de l'Homme et des Singes suivant le plan établi par Broca et par Ecker et que l'on trouve exposé dans tous les traités d'anatomie humaine. En dépit des très grands services qu'il a rendus, ce plan, qui ne permet que les comparaisons entre Primates et qui n'avait pas d'autre prétention que celle de le permettre, doit être abandonné : seul, comme on s'en rendra compte, est en accord rigoureux et complet avec les données de l'anatomie comparée et de l'embryologie envisagées dans le groupe mammalien tout entier le plan de description qui ressortira de l'exposé qui va suivre.

Au point de vue topographique général, le neopallium des Primates se distingue, à une exception près, par une operculisation du territoire central qui, dans les cas extrêmes, atteint le degré de celle que l'on a constatée être la règle chez

Holl, Zur vergleichenden Morphologie der vorderen Insel des Menschlichen Gehirnes (*Sitz. der K. Akad. der Wissensch. in Wien.*, Bd. CXVII, 1908).

Id., Die Entwicklung der Bogenwindung an der hinter en Insel des Menschen und Affenhirns (*Sitz. d. K. Akad. der Wissensch. in Wien.*, Bd. CXVIII, 1909).

R. Anthony et A.-S. de Santa-Maria, Le territoire central du neopallium chez les Primates. Considérations sur la signification morphologique générale de l'operculisation de l'*insula* antérieure chez les Anthropoïdes et chez l'Homme (*Rev. anthrop.*, 1912, t. II) ; Le circulaire supérieur de Reil et la *suprasylvia* chez les Lémuriens, les Singes et l'Homme (*Rev. anthrop.*, 1912).

Id., Le territoire périphérique du neopallium chez les Primates. I. Le système operculaire supérieur du complexe sylvien chez les Lémuriens, les Singes et l'Homme (*Bull. et Mém. Soc. Anthrop. de Paris*, 1912).

R. Anthony, La morphologie du cerveau chez les Singes et chez l'Homme (*Rev. de l'École d'Anthropologie*, 1917).

C.-U. Ariens Kappers, La signification des fissures du cerveau en général et leur rapport avec les localisations cérébrales intrinsèques dans la région insulaire et dans le lobe frontal (*Le Névraxe*, vol. XIV, 1913).

Id., Cerebral localizations and the significance of sulci, *XVIIIth. Intern. Congress. of Medicine*, London 1913).

Id., Die vergleichende Anatomie des Nervensystems der Wirbeltiere und des Menschen, vol. II, Haarlem, 1921, p. 1124 à 1162).

Voir également : E. Landau, *Anatomie des Grosshirns. Formanalytische Untersuchungen*, Bern, 1923. Dans ce dernier ouvrage, la question des rapports du neopallium des Primates avec celui des non-Primates est exposée et discutée dans tous ses détails.

les Pinnipèdes, c'est-à-dire que c'est une operculisation qui intéresse tout le *gyrus arcuatus 1* et la branche antérieure ou directe du *gyrus arcuatus 2*, avec aussi le *gyrus reuniens* tout entier. Dans une série morphologique idéale qui va des Lémuriens à l'Homme en passant par les Singes cynomorphes

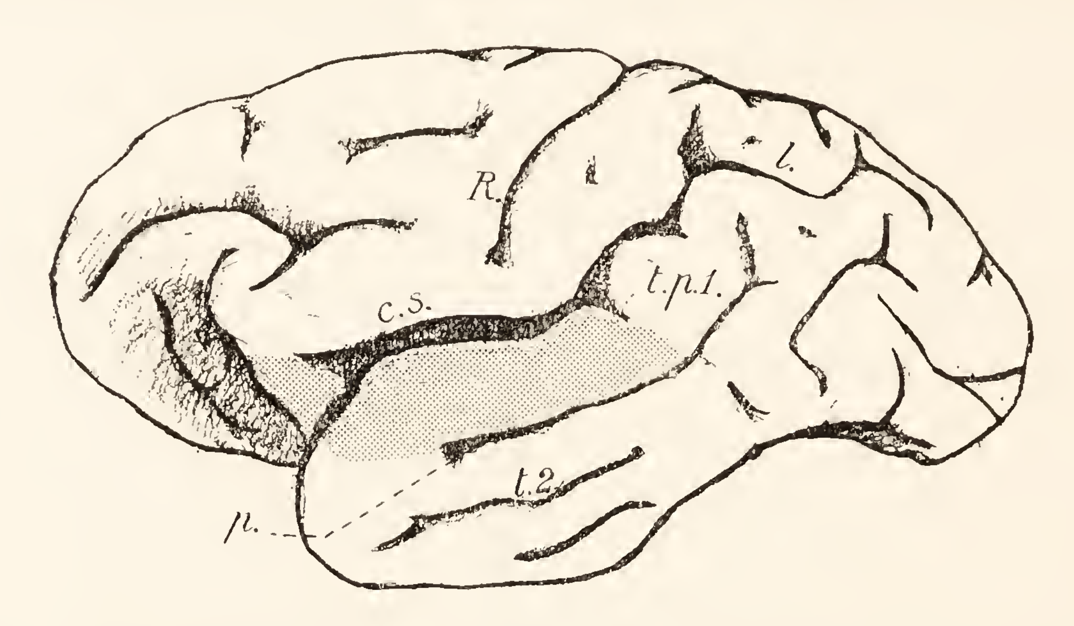


Fig. 124. — Face externe gauche du télencéphale chez un *Lagothrix Humboldti* E. Geoffr. ♂ (n° 1912-445). — C. *s.*, complexe sylvien; P., *presylvia*; *t. p.* 1., temporal pariétal n° 1 ; R., Rolando ; *l.*, latéral (intrapariétal) ; *p.*, parallèle (*postsylvia*); *t.* 2, temporal n° 2. Les parties du territoire central non operculisées sont en grisé (partie antérieure du *gyrus reuniens*, et, au-dessous du parallèle, bras postérieur de la circonvolution arquée n° 2). G. N.

et les Anthropoïdes, on voit, ainsi que nous le montrerons un peu plus loin, cette operculisation s'étendre de plus en plus (Voir p. 240 à 244 et fig. 133).

α. — **Territoire central.**

Le territoire central est, pour sa plus grande partie, operculisé, ainsi que nous l'avons dit, chez tous les Primates, à la seule exception de l'Aye-Aye (*Chiromys madagascariensis* E. Geoffr.).

Chez l'Aye-Aye, le territoire central est, de même d'ailleurs que le neopallium tout entier, quant à sa topographie, très voisin de celui d'un Carnassier de la famille des Canidés ou des Félidés.

Il présente, suivant les individus, et de même aussi que le reste du neopallium, des variations très grandes (1) ; je me bornerai à le décrire d'après un spécimen des collections de M. de Rothschild mis à ma disposition (Voir fig. 125).

Chez ce spécimen, on distingue, sur la face externe du cer-

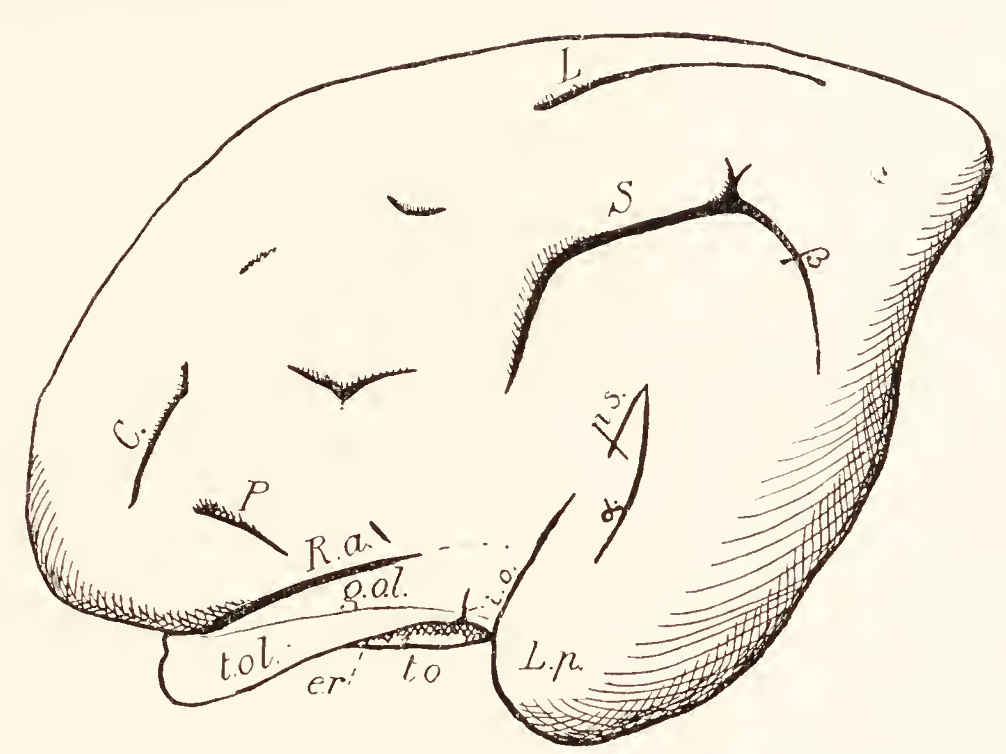


Fig. 125. — Face externe gauche du télencéphale chez un *Chiromys madagascariensis* E. Geoffr. (Collect. M. de Rothschild). — *t. o. l.*, *tractus olfactorius lateralis* ; *g. o. l.*, *gyrus olfactorius lateralis* ; *er.*, endorhinale ; *t. o.*, tubercule olfactif ; L. *p.*, lobe piriforme ; *i. o.*, *incisura olfactoria* ; R. *a.*, rhinale antérieure ; L., latéral ; C., coronal ; S., *suprasylvia* ; α., *ectosylvia* postérieure ; β, *postsylvia* ; *ps.*, *pseudosylvia*. G. N. × 2 (Imitée de R. Anthony et A.-S. de Santa-Maria.)

veau, un grand et profond sillon, arqué, à concavité inférieure. Il semble difficile de ne pas le considérer comme une *suprasylvia* (*S.*) avec sa branche postérieure, la *postsylvia* (β).

En avant, et atteignant presque la rhinale antérieure, par rapport à laquelle il présente une direction oblique de haut

(1) Voir à propos du cerveau du *Chiromys* : :

J. Th. Oudemans, Beitrag zur Kentniss des *Chiromys madagascariensis* (*Kön. Akad. van Wetenschappen te Amsterdam*, 1888).

Th. Chudzinski, *Bull. Soc. Anthrop. Paris*, 1896.

G. Elliot-Smith, *Cat. of the Phys. series Royal Coll. of Surgeons*, II, 2e édition, 1902, p. 359 à 366.

R. Anthony et A.-S. de Santa-Maria, *Bull. et Mém. Soc. Anthrop. de Paris*, 1912, *loc. cit.*

en bas et d'avant en arrière, est un autre sillon qu'il est également difficile de ne pas considérer comme une *presylvia* (P.).

Le territoire central offre donc ici un aspect typique ; il est seulement remarquable par la grande largeur de son *gyrus reuniens*.

A l'intérieur de ce territoire central, on aperçoit, corres-

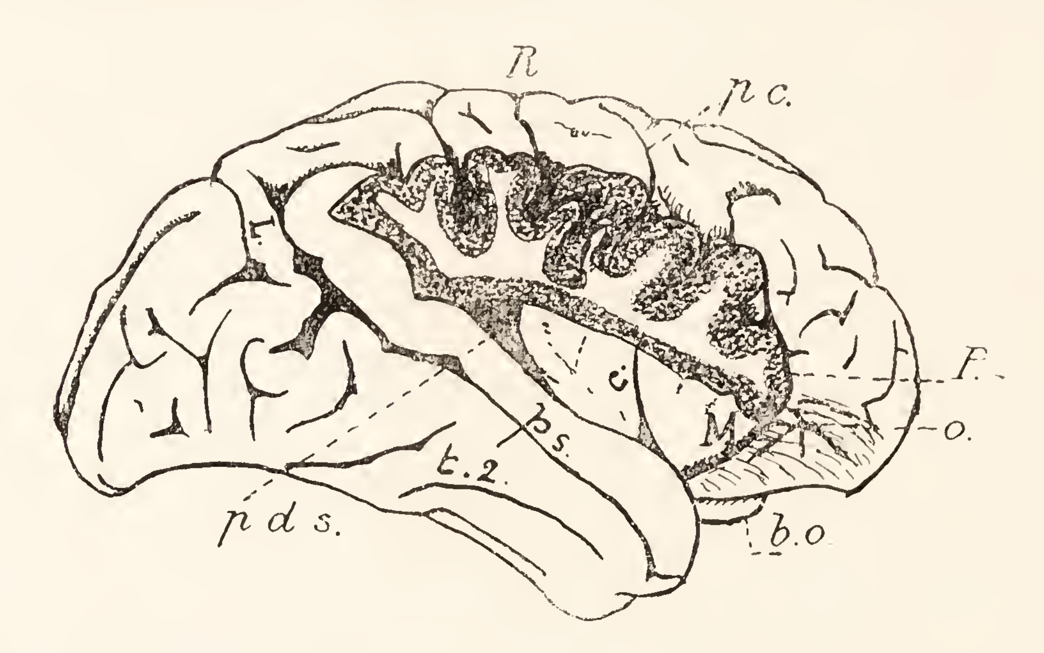


Fig. 126. — L'*insula* droite disséquée chez un Chimpanzé jeune, ♂, (n° 1921-260). — R., Rolando ; *pc.*, précentral ; P., *presylvia* (fronto-orbitaire) ; *o.*, orbitaire ; *ps.*, *postsylvia* (parallèle) ; L., *lunatus* ; *t.* 2, temporal n° 2 ; *pds.*, *pseudosylvia* (circulaire postérieur de Reil) ; *b. o.*, bulbe olfactif. Dans l'*insula* : C., central ; en arrière, une dépression assez obscure, plus large en bas qu'en haut, représente peut-être le longitudinal ; en avant, on voit les amorces supérieures des *breves posterior* et *anterior*. En avant du *brevis anterior* est l'*insula* antérieure de Marchand, en M. 3/4 de grandeur naturelle.

pondant à l'angle des rhinales, un sillon (*ps.*) qui ne peut être qu'une *pseudosylvia*.

Le sillon α enfin est, très vraisemblablement, la branche postérieure d'une *ectosylvia* dont la branche antérieure manque.

Le territoire central du *Cheiromys* va nous permettre de mieux comprendre celui des Singes et de l'Homme.

Quant à celui des autres Lémuriens, il présente, comparé à celui des Singes, une certaine simplicité ; mais, cette simplicité paraissant être secondaire, c'est-à-dire être le résultat d'une simplification, il me semble préférable de rejeter ce qu'il peut y avoir à dire du territoire central des Lémuriens

après l'étude de cette même région chez les Singes et chez l'Homme (Voir p. 245 et 246).

Le territoire central des Singes et de l'Homme correspond : 1° *dans la profondeur* : α. à ce que, dans les traités d'anatomie humaine, on désigne sous le nom d'*insula*; une partie antérieure de l'*insula* humaine reste, chez les Singes, superficielle; cette partie est déjà plus réduite chez les Anthropoïdes que chez les autres Singes (Voir fig. 127 et 128) ; β. à la partie de la face supérieure du lobe temporal correspondant aux *gyri* de Heschl... Ce sont là les parties operculisées du territoire central ; — 2° *à la surface* : α. à la partie antérieure de la circonvolution temporale n° 1 ; β. chez les Singes seulement, à une partie antérieure de l'*insula* qui devient profonde chez l'Homme. Ce sont là les parties restées superficielles du territoire central. L'entrée de la cavité au fond de laquelle est la partie operculisée du territoire central est ce que A.-S. de Santa-Maria et moi avons appelé le complexe sylvien (scissure de Sylvius des traités d'anatomie). Nous en parlerons à propos du territoire périphérique (Voir fig. 124).

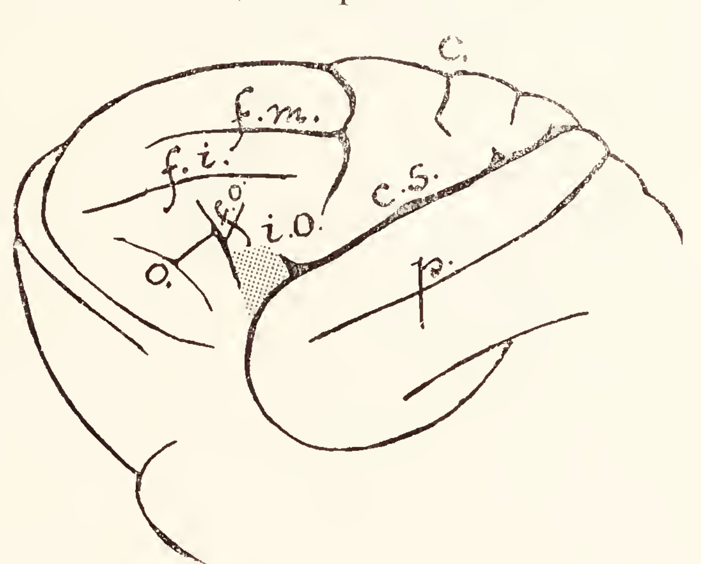


Fig. 127. — Face inféro-externe de l'hémisphère gauche d'un *Colobus guereza* Rupp ♂, (n° 1910-201). — C. S., complexe sylvien ; *i. o.*, *incisura opercularis* ; *o.*, orbitaire dont la branche externe est bifurquée, sa ramification externe représentant le fronto-orbitaire (*f. o.*) ; *f. m.*, frontal moyen (branche horizontale de l'*arcuatus*) ; *f. i.*, frontal inférieur (rostral) ; C., central (Rolando) ; *p.*, parallèle (*postsylvia*). L'*insula* antérieure de Marchand, non operculisée, est en grisé. 4/5 de grandeur naturelle.

Les deux sillons limites du territoire central, *suprasylvia* et *presylvia*, sont ainsi représentés chez les Singes et chez l'Homme.

Le premier (*suprasylvia*), par : α. en ce qui concerne son

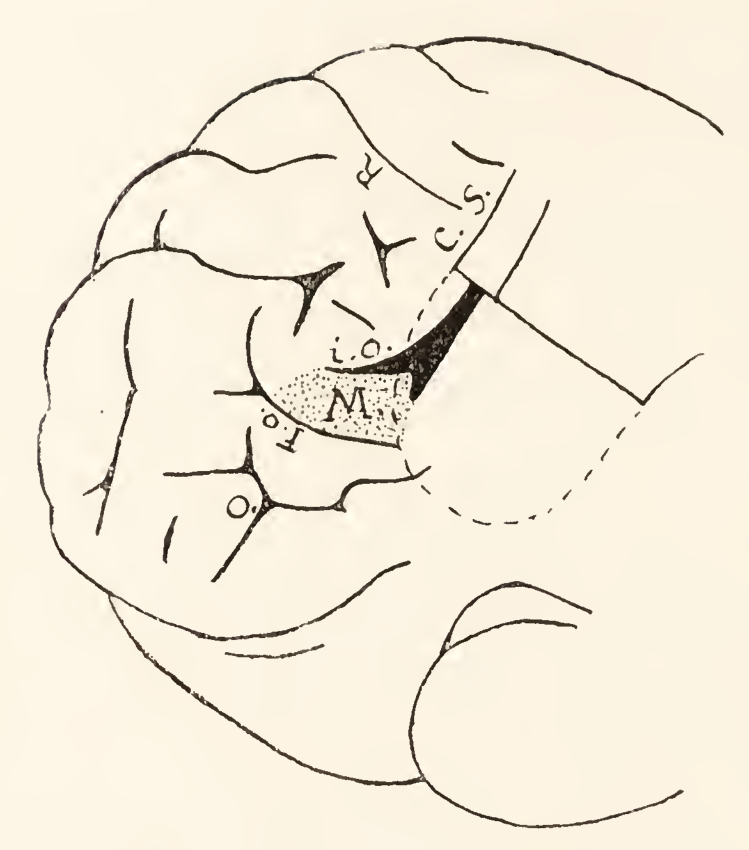


Fig. 128. — Face inféro-externe de l'hémisphère gauche chez l'Orang (n° 1893-523, ♂). Disposition typique de la région insulaire chez les Anthropoïdes : *insula* antérieure de Marchand, superficielle (M. en grisé) et communiquant avec l'étage frontal inférieur. — *o.*, orbitaire ; F. *o.*, fronto-orbitaire (*presylvia*) ; *i. o.*, *incisura opercularis* ; C. S., complexe sylvien ; R., central (Rolando). (D'après R. Anthony et A.-S. Santa-Maria.) 3/4 de grandeur naturelle.

bras antérieur ou portion directe (*suprasylvia* proprement dite), le circulaire supérieur de Reil, limite supérieure de l'*insula* ; mais il convient d'observer que la *suprasylvia* ne correspond qu'à une partie du circulaire supérieur de Reil : une petite portion antérieure de ce sillon a une autre signification ; chez les Singes cynomorphes, cette petite partie antérieure est peu étendue ; chez les Anthropoïdes, elle l'est davantage ; elle l'est encore davantage chez l'Homme ; nous verrons la signification qu'il faut lui attribuer (Voir p. 241 à 243) ; — β. en ce qui concerne son bras postérieur ou portion réfléchie (*postsylvia*) : 1° le sillon temporo-pariétal 1 qui sépare en arrière les *gyri* de Heschl des circonvolutions temporo-pariétales, lesquelles, bien que situées à la

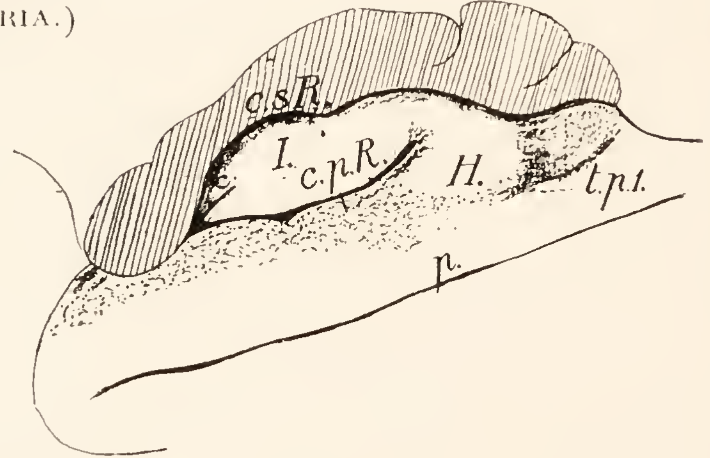


Fig. 129. — Dissection (hémisphère gauche) du territoire central operculisé d'un *Cynocephalus* (*Choeropithecus*) *sphinx* E. Geoffr. ♂ (n° 1911-342). — I., *insula* ; H., *gyri* de Heschl ; C. *s.* R., circulaire supérieur de Reil ; *c. p.* R., circulaire postérieur de Reil (*pseudosylvia*) ; *p.*, parallèle (*postsylvia*) ; *t. p.* I., temporo-pariétal I, en arrière duquel sont les plis temporo-pariétaux, partie du territoire périphérique ; *c.*, central de l'*insula*. (D'après R. Anthony et A.-S. de Santa-Maria.) G. N.

face supérieure operculisée du lobe temporal, font cependant partie du territoire périphérique; 2° la partie antérieure du sillon temporal 1 (parallèle), qui limite inférieurement la première circonvolution temporale de la seconde.

En résumé, le circulaire supérieur de Reil répond, au moins pour sa plus grande partie, à la *suprasylvia* proprement dite, alors que le sillon temporo-pariétal 1 et la partie antérieure du parallèle représentent ensemble la branche postérieure de la *suprasylvia*, c'est-à-dire la *postsylvia* (Voir fig. 129, 132, 134).

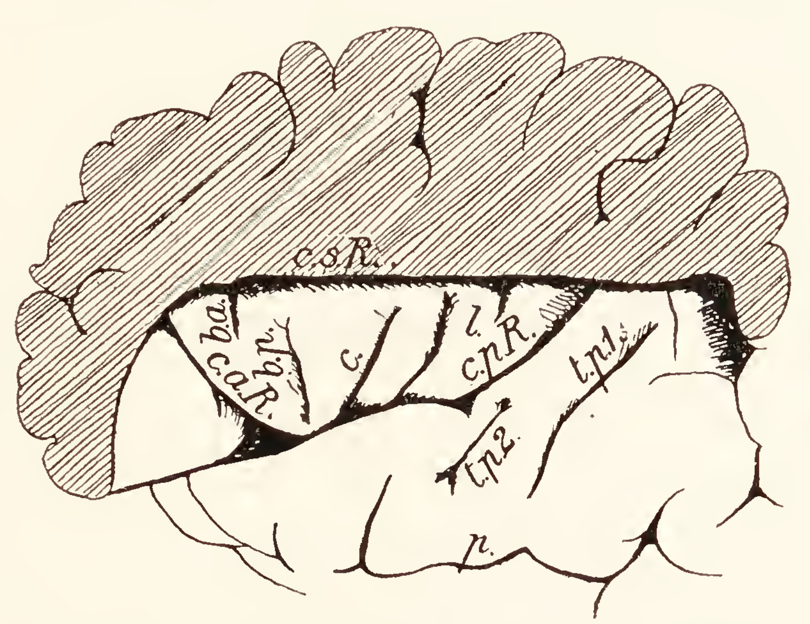


Fig. 130. — Territoire central operculisé d'un Homme (côté gauche). — C. *a.* R., circulaire antérieur de Reil (*presylvia*) ; *b. a.*, *brevis anterior*; *b. p.*, *brevis posterior*; *c.*, central de l'*insula*; *l.*, longitudinal ; *c. p.* R., circulaire postérieur de Reil (*pseudosylvia*) ; *t. p.* 1., temporo-pariétal 1 ; *t. p.* 2., temporo-pariétal 2 ; *p.*, parallèle (*postsylvia*). (Imité de R. Anthony et A.-S. de Santa-Maria).

Le second sillon (*presylvia*) est représenté : chez les Singes cynomorphes, par la branche postérieure du sillon orbitaire, qui paraît effectivement constitué de deux éléments d'habitude plus ou moins confondus, l'un orbitaire, l'autre présylvien; chez les Anthropoïdes, par le sillon fronto-orbitaire ; chez l'Homme enfin, par le circulaire antérieur de Reil (Voir fig. 127, 128, 130).

Ces assimilations ne sont pas douteuses : outre la précocité d'apparition des circulaires supérieur et antérieur de Reil au cours de l'ontogénie individuelle, on peut faire valoir que le circulaire supérieur de Reil coïncide, chez les Singes et chez l'Homme, avec le bord supérieur du corps strié, et que les divers sillons que nous avons interprétés comme correspondant à la *presylvia* chez les Singes

et chez l'Homme affectent tous avec l'extrémité antérieure de l'avant-mur les mêmes rapports que la *presylvia* chez les non-Primates (1) (Voir fig. 131 et comparer avec fig. 110 et 111).

Nous devons pouvoir retrouver, dans le territoire central des Singes et de l'Homme, les divers éléments du territoire central des non-Primates, à savoir, d'une part, la *pseudosylvia*

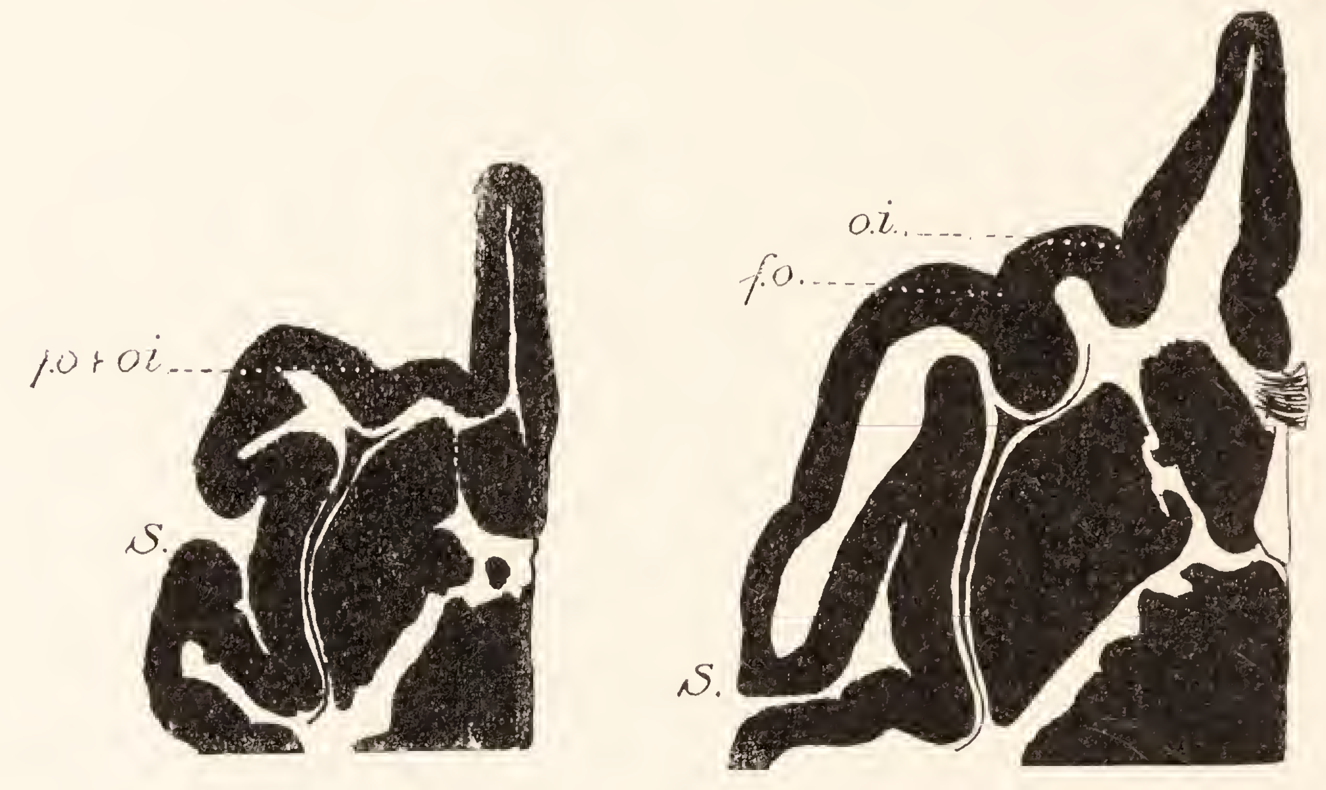


Fig. 131. — Rapports de la *presylvia* et du *claustrum*, à gauche chez un Cercopithécidé, à droite chez un Gibbon. — — *f. o.*, fronto-orbitaire (*presylvia*) ; *o. i.*, orbitaire interne ; S., complexe sylvien. La substance grise est en noir. Comparer cette figure avec les figures 110 et 111. G. N. × 1 1/2.

et l'*ectosylvia*, d'autre part, les *gyri arcuati 1* et *2* limités par ces sillons, avec leurs deux branches antérieure et postérieure, et enfin le *gyrus reuniens*.

La *pseudosylvia* est certainement, chez les Primates, le sillon désigné sous le nom de circulaire postérieur de Reil et qui affecte les mêmes rapports que chez les non-Primates avec l'angle effacé des rhinales et l'*incisura olfactoria* chez l'embryon. Le circulaire postérieur de Reil limite l'*insula* des *gyri* de Heschl, situés l'une et les autres dans des plans

(1) Voir page 219 la définition de la *suprasylvia* et de la *presylvia* chez les non-Primates.

différents, la première dans un plan vertical, les seconds dans un plan incliné d'arrière en avant sur l'horizontale (Voir fig. 132). Il suit de cette assimilation que la partie de l'*insula* comprise en coin entre le circulaire supérieur de Reil (portion antérieure de la *suprasylvia* des non-Primates, *suprasylvia* proprement dite) et le circulaire postérieur (*pseudosylvia*), correspond aux bras antérieurs des circonvolutions arquées 1 et 2, et en plus au *gyrus reuniens*, alors que les *gyri* de HESCHL, avec la partie antérieure de la première circonvolution temporale située dans un plan parallèle à celui de l'*insula*, correspondent à leurs bras postérieurs.

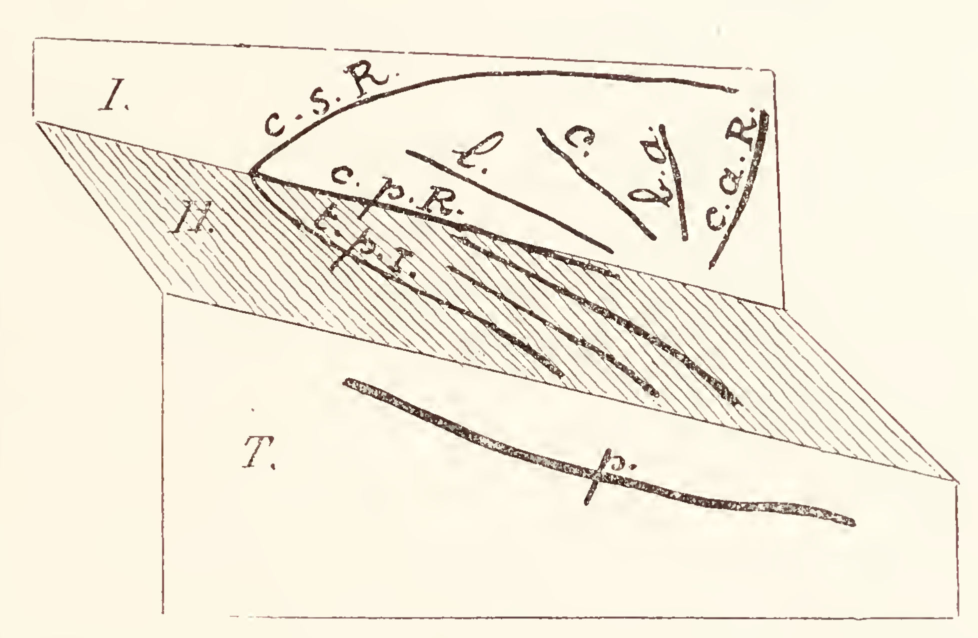


Fig. 132. — Les plans du territoire central chez l'Homme (schéma). — I., plan de l'*insula*; H., plan des *gyri* de Heschl (en hachures); T., plan de la surface externe du lobe temporal parallèle au plan de l'*insula*; *c. s.* R., circulaire supérieur de Reil; *c. a.* R., circulaire antérieur de Reil; *b. a.*, *brevis anterior*; *c.*, central; *l.*, longitudinal; C. *p.* R., circulaire postérieur de Reil; *t. p.* 1., temporo-pariétal n° 1; *p.*, parallèle.

Cependant, dans ces deux portions du territoire central séparées par le circulaire postérieur de REIL (*pseudosylvia*), il est difficile de délimiter ce qui répond à la première circonvolution arquée et ce qui répond à la seconde, pour la raison qu'il est à peu près impossible de savoir à quoi assimiler ici l'*ectosylvia*. Sans doute, peut-on reconnaître, dans le sillon temporo-pariétal 2 qui sépare le premier *gyrus* de Heschl du second, la branche postérieure de l'*ectosylvia*, mais aucun des sillons de la partie postérieure de l'*insula* (central, longitudinal) ne peut être assimilé avec certitude à sa branche antérieure.

Le *gyrus reuniens* est certainement représenté par la partie antérieure de l'*insula*. Cette dernière, envisagée dans son ensemble, comporte chez l'Homme, qui, ici comme dans toutes les autres régions télencéphaliques, affecte la disposition la plus compliquée, quatre sillons principaux disposés en éventail et qui sont d'avant en arrière : le *brevis anterior*, le *brevis posterior* (sillon de moindre importance), le central et le longitudinal. On peut, à l'exemple de Holl, se servir de ces sillons pour diviser l'*insula* humaine en trois parties : antérieure entre le circulaire antérieur de Reil et le *brevis anterior*; moyenne entre le *brevis anterior* et le central, et contenant à son intérieur le *brevis posterior* ; postérieure, dont le longitudinal est l'axe, si l'on peut dire, et qui est comprise entre le central et le circulaire postérieur de Reil (1). Il est certain que le longitudinal dépend du territoire des circonvolutions arquées 1 et 2; peut-être est-ce même lui qui représente la branche antérieure de l'*ectosylvia*. Il est également certain que le *brevis anterior* dépend du *gyrus reuniens*. La limite, toujours virtuelle d'ailleurs, entre ce dernier et les *gyri arcuati* doit passer quelque part entre le *brevis anterior* et le central (2).

Le territoire central présente chez les Primates deux caractères essentiels :

1° Il s'operculise progressivement, à mesure que le neopallium augmente de volume. Totalement exposé, comme nous l'avons vu, chez un Lémurien, le *Chiromys*, où il est généralement très facile de reconnaître la *suprasylvia*, la

(1) Les classiques n'admettent généralement que deux *insulae*, *anterior* et *posterior*, dont la limite mitoyenne serait le central.

(2) La signification des divers sillons de l'*insula* des Primates ne sera définitivement fixée et l'assimilation de l'un quelconque d'entre eux au bras antérieur de l'*ectosylvia* des non-Primates ne deviendra peut-être possible que lorsque sera bien connu le développement de cette région chez les Lémuriens et chez les Singes. F. Coupin poursuit actuellement l'étude de cette question.

presylvia et la *pseudosylvia*, il s'operculise chez les autres Lémuriens dans toute la région qui correspond au *gyrus arcuatus 1* et à la branche antérieure du *gyrus arcuatus 2* (*insula* postérieure), c'est-à-dire que restent seuls exposés

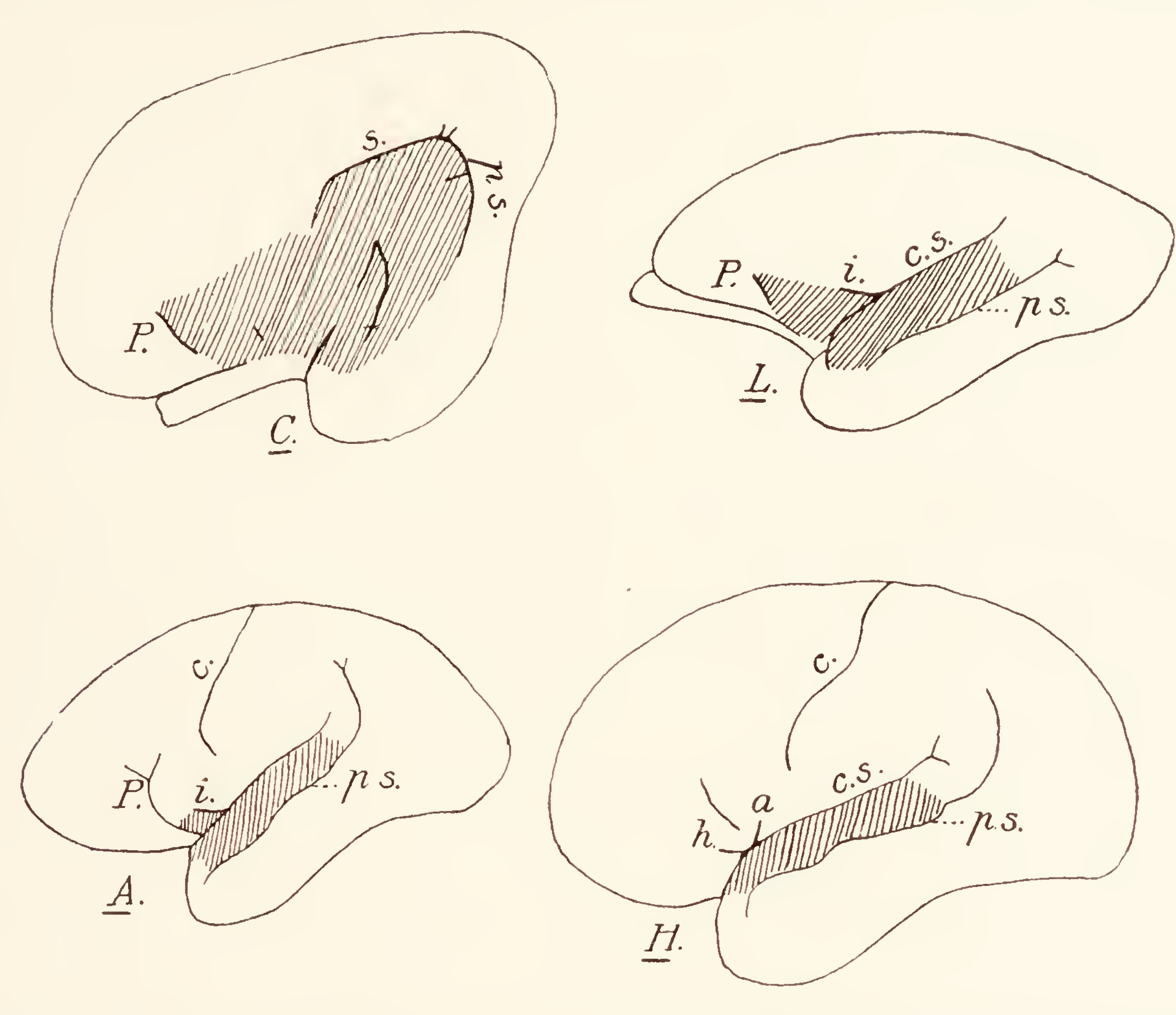


Fig. 133. — Les progrès de l'operculisation du territoire central chez les Primates. — C., *Chiromys* ; L., *Lemur* ; A., Anthropoïde ; H., Homme ; P., *presylvia*; S., *suprasylvia*; *ps.*, *postsylvia* ; *i.*, *incisura opercularis* qui marquerait chez le Lemur l'extrémité antérieure de la *suprasylvia*; *c.s.*, complexe sylvien; *c.*, central; *h.*, branche horizontale du complexe sylvien; *a.*, branche ascendante du complexe sylvien. Le territoire central visible est en hachures.

le *gyrus reuniens* (partie antérieure de l'*insula*) vraisemblablement tout entier et la moitié extrême de la branche postérieure du *gyrus arcuatus 2* (circonvolution temporale 1) (1).

Chez les Singes cynomorphes, l'état de l'operculisation est sensiblement le même que chez les Lémuriens, avec cette seule

(1) Peut-être existe-t-il, chez les Lémuriens, une régression du territoire central. Nous reviendrons d'ailleurs, à la fin de ce paragraphe, sur le territoire central des Lémuriens.

différence que la *suprasylvia* se prolonge en avant par un sillon de formation secondaire entrant dans la constitution du circulaire supérieur de Reil et qu'avec A.-S. de Santa-Maria j'ai appelé le *transversus gyri reunientis*. De la production de ce sillon au-dessous duquel descend, en quelque sorte, une partie du territoire périphérique, résulte une extension de l'operculisation qui intéresse probablement maintenant une partie du *gyrus reuniens*, encore à découvert, au moins, semble-t-il, chez les Lémuriens.

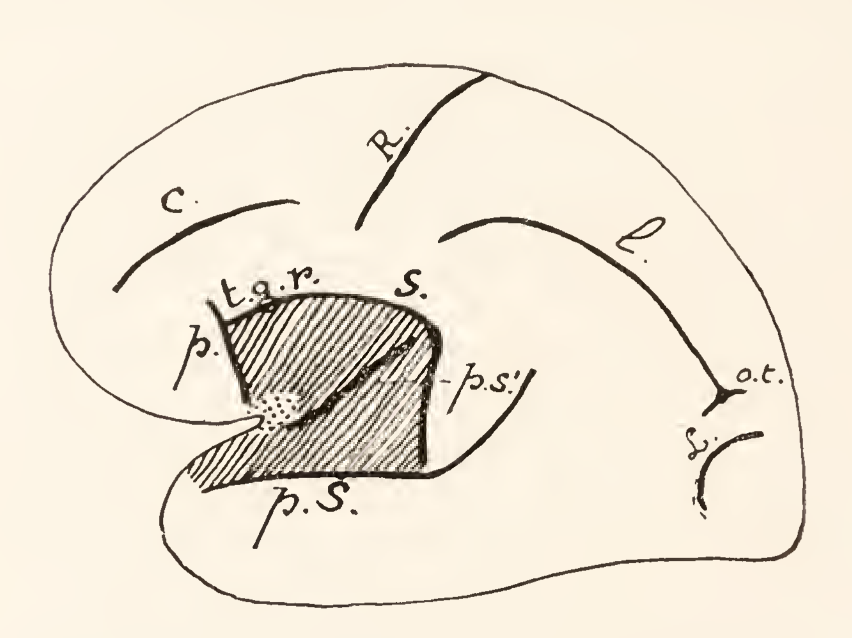


Fig. 134. — Schéma du territoire central et du territoire périphérique chez l'Homme. — *p.*, *presylvia*; S., *suprasylvia*; *ps.*, partie extrême de la *postsylvia* (parallèle); *p. s'.*, *pseudosylvia*; *t. g. r.*, *transversus gyri reunientis*; *c.*, coronal; R., Rolando; *l.*, latéral; *o. t.*, occipital transverse; L., *lunatus*. Le territoire central est en hachures. Le rhinencéphale est en pointillé. (D'après R. Anthony et A.-S. de Santa-Maria.)

Chez les Anthropoïdes (et, en raison de la simplicité de ces sillons, la disposition est très facile à reconnaître chez le Gibbon), le *transversus gyri reunientis* se poursuit plus en avant jusqu'au *brevis anterior* bien développé chez ces animaux. Il résulte de ceci que l'*insula anterior* (partie antérieure du *gyrus reuniens*), comprise entre le *brevis anterior* et le fronto-orbitaire, nom que prend ici, comme nous l'avons vu, la *presylvia*, reste seule exposée. Cette *insula anterior*, restée à découvert chez les Anthropoïdes, est généralement désignée sous le nom d'*insula anterior* de Marchand (1) pour la distinguer de l'*insula anterior* telle que la com-

(1) Voir Marchand, Die Morphologie des Stirnlappens und der Insel der Anthropomorphen (*Arb. a. d. Pathol. Institut in Marburg*, Bd. II, Iéna, 1893).

prennent les traités classiques d'anatomie humaine et qui s'étend en arrière jusqu'au central (Voir p. 240, note 1).

Chez l'Homme, le *transversus gyri reunientis* se poursuit jusqu'à atteindre la *presylvia,* qui prend ici le nom de circulaire antérieur de Reil. La portion de territoire périphérique qui descend au-dessus de l'*insula anterior* de Marchand forme un petit lobule triangulaire caractéristique (opercule





Fig. 135. — Disposition de l'*insula* antérieure de Marchand (M.) : à gauche, chez un Chimpanzé de type normal; à droite, chez un Chimpanzé de type exceptionnel (nº 1908-185 ♂ — début d'opercule en B). B., ébauche d'opercule frontal ou cap de Broca. Hémisphères gauches. G. N. × 1 1/5

frontal ou cap de Broca) ; de même, la lèvre antérieure de la *presylvia,* devenue ici le circulaire antérieur de Reil, déborde en avant, constituant l'opercule orbitaire, de telle sorte que l'*insula anterior* de Marchand, et, avec elle, le *gyrus reuniens* tout entier, se trouvent complètement operculisés chez l'Homme. Cette disposition est tout à fait caractéristique de notre espèce, chez laquelle il ne reste plus exposée en somme, de tout le territoire central, que la partie extrême du bras postérieur du *gyrus arcuatus 2* (partie antérieure de la première circonvolution temporale) (Voir fig. 133).

Je noterai pourtant que j'ai observé une fois, chez un Chimpanzé (nº 1908-185 ♂), une ébauche très nette de cap de

Broca tendant à recouvrir l'*insula anterior* de Marchand. Ici comme chez l'Homme, le *transversus gyri reunientis* se poursuivait jusqu'à la *presylvia* (Voir fig. 135). Remarquons en passant que cette observation réfute à elle seule l'opinion de Bolk (1), pour qui l'espace compris entre les branches d'une bifurcation terminale du fronto-orbitaire chez les Anthropoïdes représenterait le cap de Broca humain. Au surplus, le mode d'operculisation de l'*insula anterior* de Marchand présente des variantes que nous étudierons à propos du territoire périphérique.

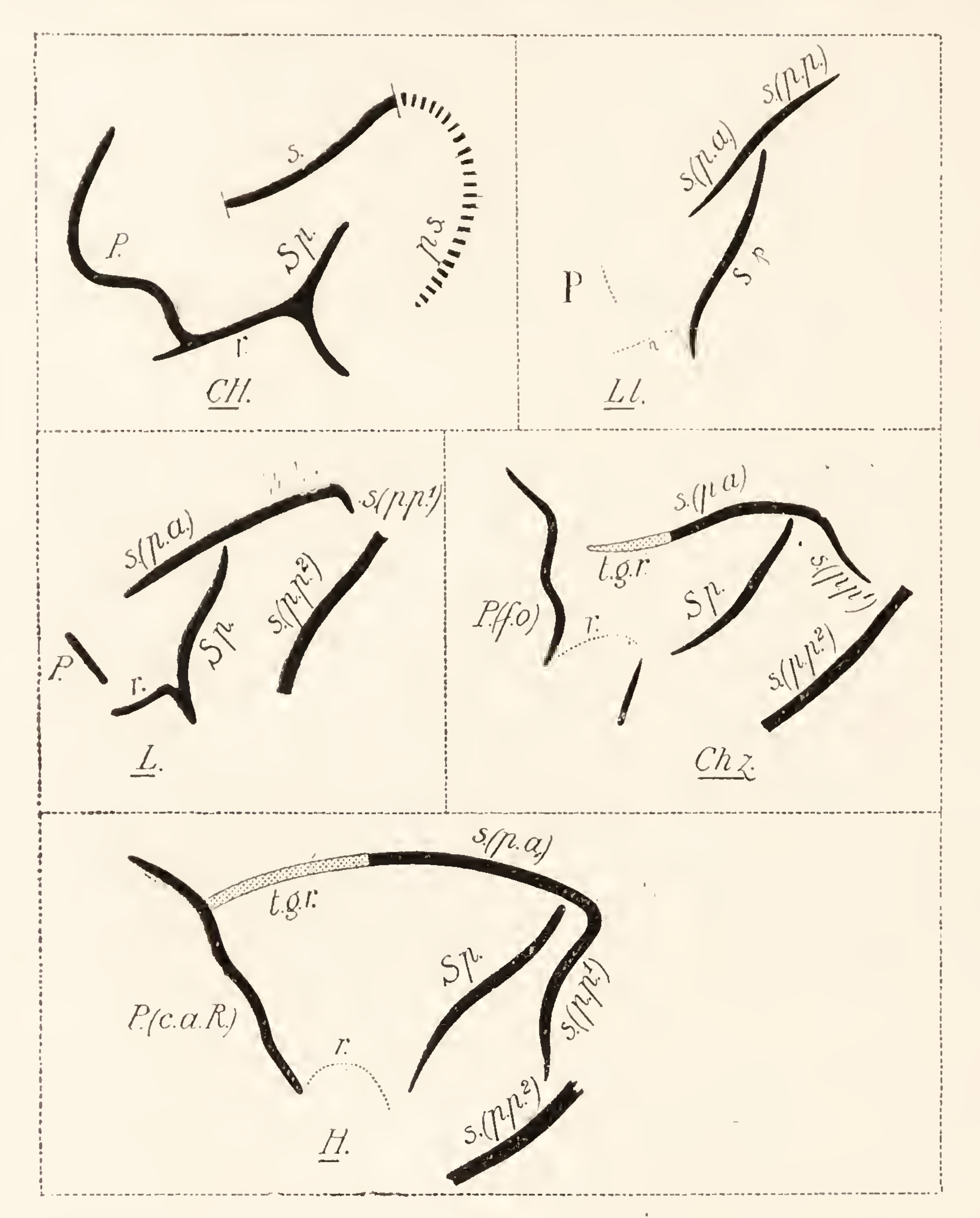


Fig. 136. — L'évolution des sillons limites du territoire central chez les Primates. — CH., Chien ; Ll., *Lepilemur* ; L., *Lemur* ; Chz., Chimpanzé ; H., Homme ; P., *presylvia* ; r., rhinale ; Sp., *pseudosylvia* ; S., *suprasylvia* ; s. (*p. a.*), *suprasylvia pars anterior* ; s. (*p. p.*), *suprasylvia pars posterior* (*postsylvia*) chez le *Lepilemur* ; *s.* (*p. p. 1*), *suprasylvia pars posterior*, deuxième tronçon ; *s.* (*p. p. 2*), *suprasylvia pars posterior*, troisième tronçon (le premier tronçon est entre la *pseudosylvia* et le premier angle de coudure) ; *ps.*, *postsylvia* (chez le Chien). (D'après R. Anthony et A.-S. de Santa-Maria.)

(1) L. Bolk, Beitr. z. Affen Anatomie, VII : Das Gehirn von Gorilla (*Zeitschr. f. Morphol. and Anthrop.*, Stuttgart, 1909).

2° Du fait de l'augmentation progressive de volume, des Lémuriens à l'Homme, des parties frontales et même pariéto-frontales du neopallium, la portion antérieure ou directe de la *suprasylvia* (celle qui est située en avant de la *pseudosylvia*, c'est-à-dire du circulaire postérieur de Reil) se relève progressivement. D'autre part, du fait de l'augmentation progressive de la flexion télencéphalique en rapport avec l'augmentation de volume du neopallium, la partie postérieure de cette même *suprasylvia* (*postsylvia*) se coude de plus en plus en deux points, dont l'un est situé à peu de distance de son début au niveau de la *pseudosylvia*, et l'autre plus loin sur son trajet (union du sillon temporo-pariétal 1 au sillon parallèle).

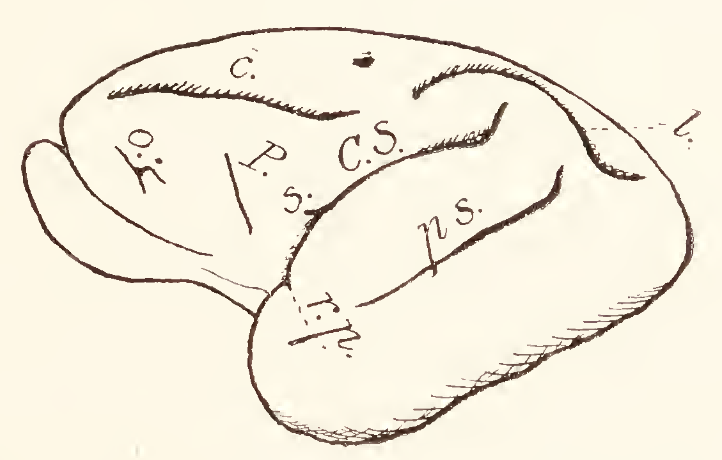


Fig. 137. — Face externe de l'hémisphère gauche chez le *Lemur mongoz* L. (n° 1913-201). — C. S., complexe sylvien ; S., *incisura opercularis* rejoignant par son extrémité supérieure l'extrémité antérieure de la *suprasylvia* ; P., *presylvia* ; *o.*, orbitaire ; *c.*, coronal ; *l.*, latéral ; *r. p.*, rhinale postérieure. G. N.

De ce double mouvement résulte l'aspect particulier et énigmatique au premier abord que ce sillon présente chez l'Homme. On voit d'ailleurs aussi ces angles de coudure s'accentuer des Lémuriens à l'Homme, en passant par les Singes cynomorphes et les Anthropoïdes, c'est-à-dire à mesure que la flexion télencéphalique se poursuit (Voir fig. 136).

Après avoir signalé, comme nous l'avons fait, la moindre étendue que chez les autres Primates de l'operculisation de la partie antérieure du territoire central chez les Lémuriens, où le *gyrus reuniens* semble rester tout entier à découvert, il n'y a plus que peu de chose à dire à propos de ces animaux.

D'abord, le territoire central des Lémuriens est remarquable par sa simplicité ; la *suprasylvia* forme ici avec la *pseudosylvia* un angle antérieur très aigu ; la *postsylvia* est, en raison du peu d'accentuation de la flexion télencéphalique, à peu près dans la continuation ou dans la continuation même de la *suprasylvia*; dirigée d'avant en arrière et de bas en haut, celle-ci ne possède pas de portion réfléchie operculisée (*Lepilemur*), ou cette portion réfléchie est très courte, à peu près indiscernable (*Lemur*). Enfin l'*insula* présente à son intérieur un sillon correspondant exactement au point de coudure des rhinales et qu'ELLIOT-SMITH interprète constamment comme longitudinal ; les *gyri* de Heschl forment une masse indivise, le temporo-pariétal 2 n'étant pas marqué (Voir fig. 136, L*l*. et L.).

Cette simplicité du territoire central des Lémuriens semble plutôt, d'ailleurs, être secondaire que primitive ; mais la preuve de cette allégation reste encore à fournir.

β. — **Territoire périphérique.**

Le territoire périphérique des Primates doit être étudié, comme chez les non-Primates, sur la face externe et sur la face interne de l'hémisphère. Sur la face externe, il se développe au pourtour du territoire central, que, sauf chez le *Chiromys*, il operculise en presque totalité, et, sur la face interne, il s'étend jusqu'à la *fissura hippocampi*, qui le sépare du rhinencéphale.

Sur la face externe, on distingue d'abord un grand et profond sillon dirigé de bas en haut et d'avant en arrière, limité en haut par une partie du territoire périphérique, qu'on appelle opercule fronto-pariétal et qui dépend du *gyrus arcuatus 3*, et en bas par le bras postérieur du *gyrus arcua-*

tus 2 (première circonvolution temporale), c'est-à-dire la partie non operculisée du territoire central ; c'est ce que les auteurs appellent la scissure de Sylvius et que A.-S. de Santa-Maria et moi avons dénommé *complexe sylvien*, pour signifier que ce n'est pas un sillon à vrai dire, mais bien l'entrée d'une cavité profonde où il existe une surface couverte de nombreux sillons (*insula* et *gyri* de Heschl). Le complexe sylvien se termine en avant, chez les Lémuriens et les Singes, par l'*incisura opercularis* qui sépare le bord antérieur de l'opercule fronto-pariétal de la partie restée superficielle du *gyrus reuniens* ; cette *incisura opercularis* est, bien entendu, située plus en avant chez les Singes cynomorphes que chez les Lémuriens, et chez les Anthropoïdes que chez les Singes cynomorphes, puisque, comme nous l'avons vu, le *gyrus reuniens* s'operculise graduellement des Lémuriens aux Anthropoïdes en passant par les Singes cynomorphes ; chez les Lémuriens, le sommet de l'*incisura opercularis* coïnciderait avec l'extrémité antérieure de la *suprasylvia*; chez les Singes cynomorphes, il la dépasse un peu ; chez les Anthropoïdes, un peu plus encore. Chez l'Homme, l'operculisation du *gyrus reuniens* est totale. Le complexe sylvien y comporte deux bifurcations, dites branches ascendante et horizontale de la scissure de Sylvius, qui forment un V ou un Y, interceptant entre ses

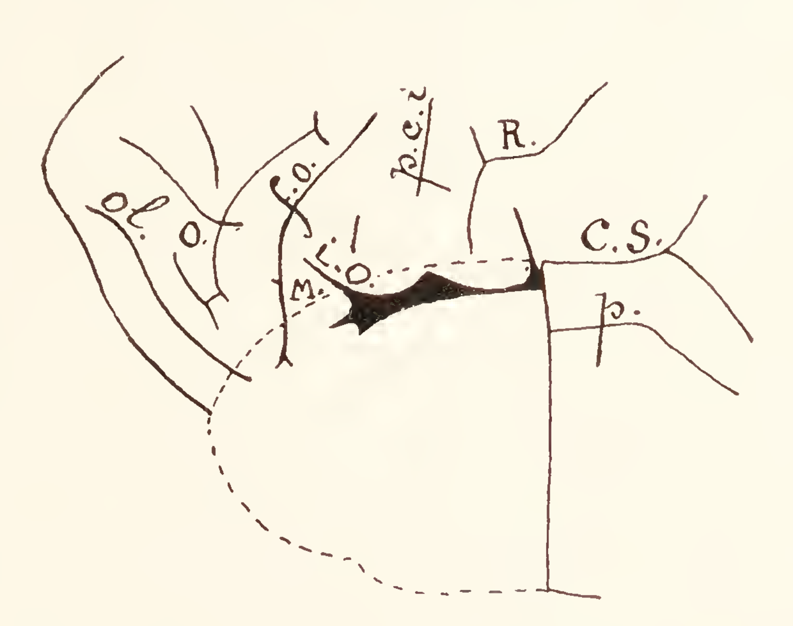


Fig. 138. — Face externe de l'extrémité antéro-inférieure du lobe frontal gauche chez un Chimpanzé ♀, (n° 1909-94) après résection de l'extrémité antérieure du lobe temporal. — *ol.*, sillon olfactif ; *o.*, orbitaire ; *f. o.*, fronto-orbitaire (*presylvia*); M., *insula* antérieure de Marchand ; *p. c. i.*, précentral inférieur ; R., Rolando ; *C. S.*, complexe sylvien ; *p.*, parallèle ; *i. o.*, *incisura opercularis*.

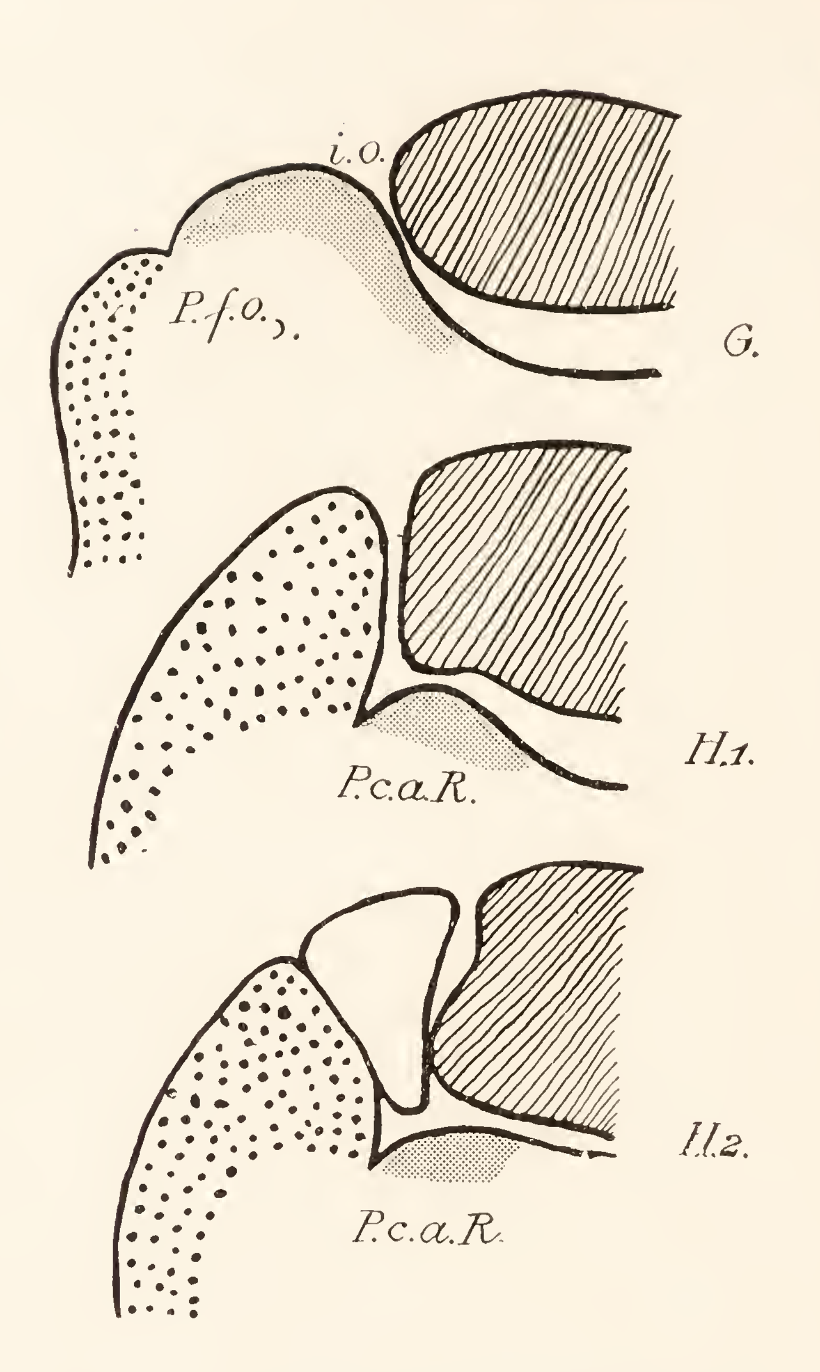


Fig. 139. — Schéma destiné à montrer les différences des rapports des parties à l'entrée du complexe sylvien chez un Anthropoïde (Gibbon) et chez l'Homme. — G., Gibbon ; H. 1, Homme, type en Y ; H. 2, Homme, type en V. On a supposé une section de la lèvre supérieure du complexe sylvien, parallèlement à la direction de ce dernier. En grisé : l'*insula* antérieure de Marchand qui, chez l'Anthropoïde, forme la lèvre antérieure de l'*incisura opercularis*, *i. o.*, et la lèvre postérieure de la *presylvia*; elle est profonde chez l'Homme. En hachures : l'opercule fronto-pariétal. En pointillé : la lèvre antérieure de la *presylvia* (fronto-orbitaire chez l'Anthropoïde, circulaire antérieure de REIL chez l'Homme). En blanc : l'opercule frontal (cap de Broca). — P., *presylvia* : fronto-orbitaire, *f. o.*, chez l'Anthropoïde; circulaire antérieur de Reil *c. a.* R., chez l'Homme. (D'après R. ANTHONY et A.-S. DE SANTA-MARIA.)

branches divergentes l'opercule frontal ou cap de Broca, partie du territoire périphérique dont nous avons indiqué le mode de formation et qui confine en avant à l'opercule orbitaire, résultat de l'expansion de la lèvre antérieure de la *presylvia* (circulaire antérieur de Reil), en arrière à l'opercule fronto-pariétal qui descend au devant de tout le reste de l'*insula*. La forme en Y des branches sylviennes antérieures est due à la brièveté du cap de Broca ; leur forme en V est liée au contraire à ce que le cap de Broca atteint par sa pointe la lèvre inférieure du complexe sylvien.

Notons encore qu'au lieu de deux bifurcations antérieures le complexe sylvien peut n'en présenter qu'une. Une telle disposition corres-

pond à l'étroitesse de la partie supérieure de la région du *gyrus reuniens* qui reste à recouvrir chez l'Homme. Dans ce cas, il ne se forme pas d'opercule frontal, et A.-S. de Santa-Maria et moi avons désigné par le terme d'operculisation en Λ

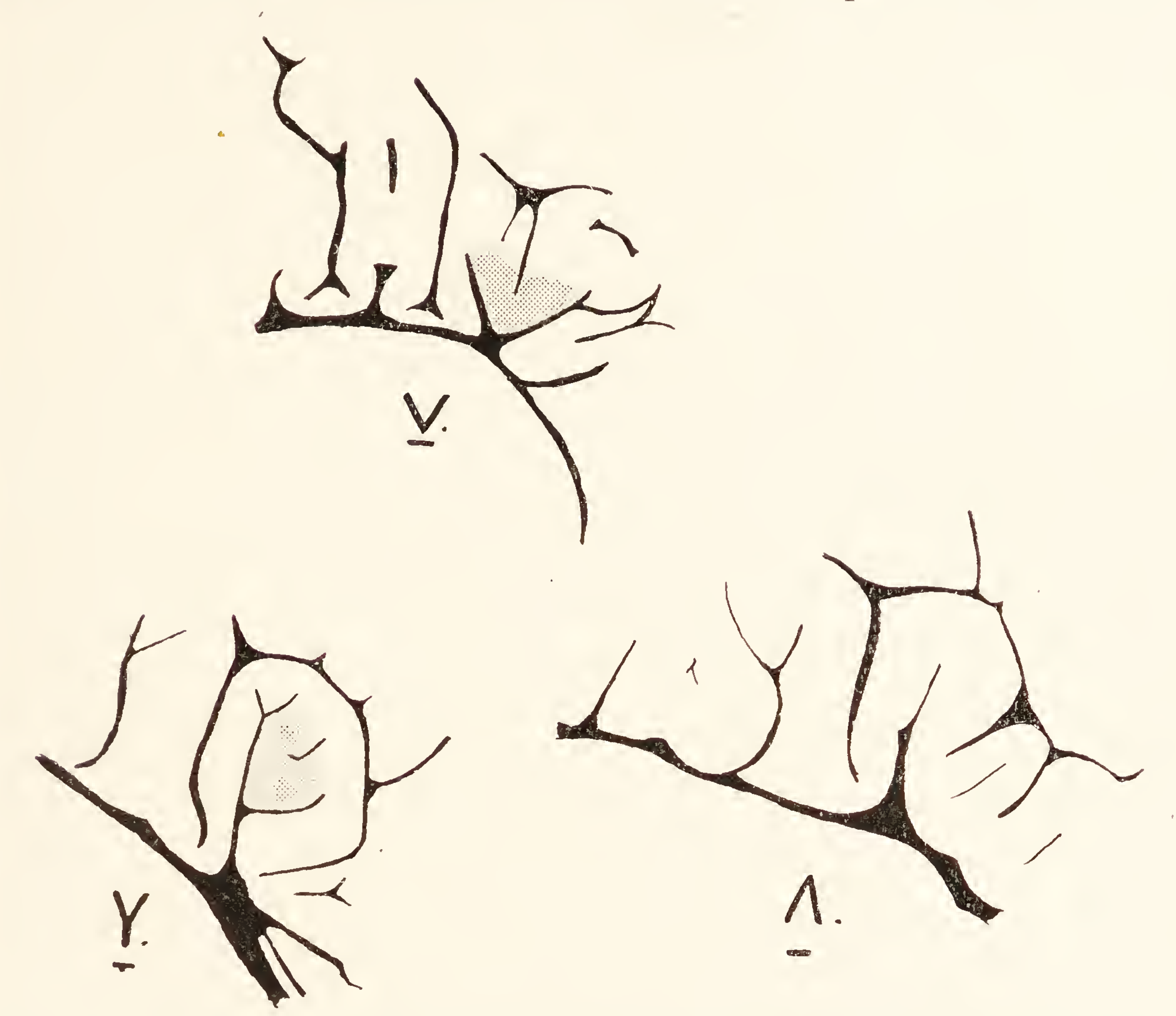


Fig. 140. — Les divers types d'operculisations chez l'Homme en V, en Y, en Λ, dessinés d'après des photographies de G. Retzius. L'opercule frontal est en grisé. 3/4 de grandeur naturelle.

ce mode de recouvrement de l'*insula anterior* de Marchand par opposition avec l'operculisation en II qui correspond à la constitution d'un opercule frontal. Le tableau suivant résume les divers modes d'operculisations possibles :

Operculisation en Λ
Operculisation en II { type en V.
{ type en Y.

On trouve assez souvent, chez les Anthropoïdes, des débuts d'operculisation en Λ ; par contre, nous n'y avons observé,

ainsi qu'il a été dit plus haut, qu'un seul cas, et c'était sur un Chimpanzé, de début d'operculisation en Π (Voir p. 243 et 244).

L'incisure operculaire des Singes n'est donc nullement assimilable à l'une ou l'autre des branches du complexe sylvien chez l'Homme. Celles-ci sont limitées de toutes parts par

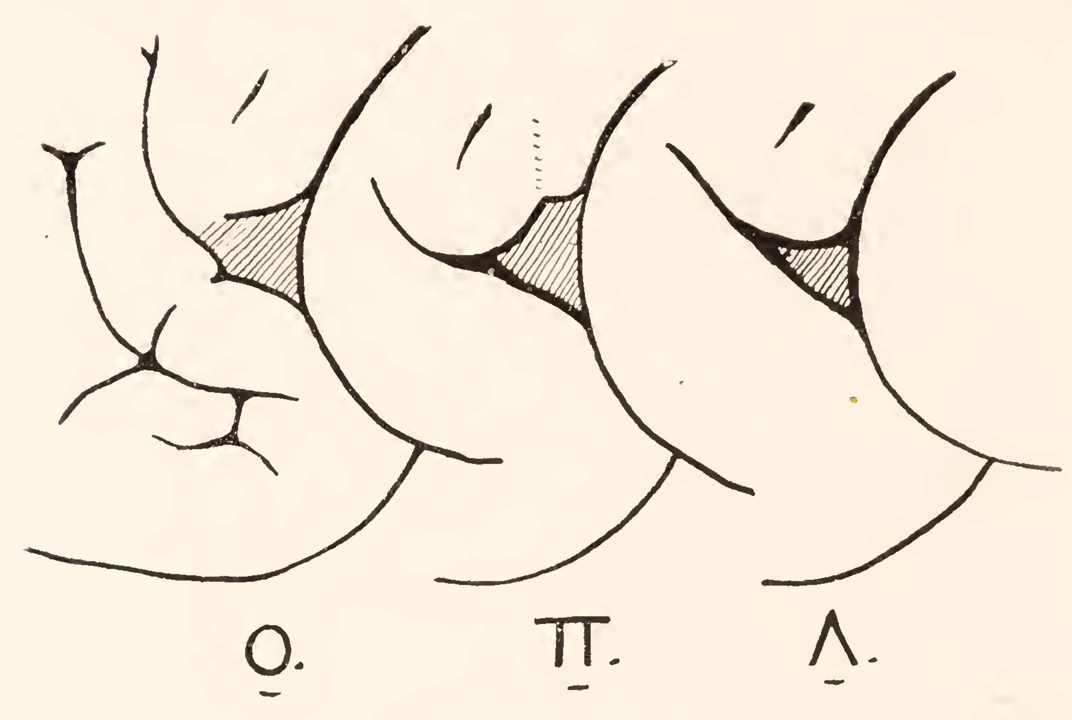


Fig. 141. — Les divers types d'operculisation de l'*insula* antérieure de Marchand chez les Anthropoïdes (Chimpanzé). — O., pas de début d'operculisation ; Π., début d'operculisation en π ; Λ., début d'operculisation en λ.

le territoire périphérique ; l'incisure operculaire des Singes est bordée en arrière par du territoire périphérique, en avant par du territoire central (*insula anterior* de Marchand, c'est-à-dire la portion tout antérieure du territoire central, restée superficielle) (Voir fig. 135, 138, 139, 140 et 141).

Ces considérations nous rendent maintenant possible la description du bourrelet operculaire supérieur du complexe sylvien chez l'Homme. Nous allons faire cette description en montrant comment ce qu'on observe chez les autres Primates nous amène à en comprendre la constitution.

Le bourrelet operculaire supérieur du complexe sylvien comprend chez l'Homme trois opercules, dont l'un est subdivisible en deux parties (Voir fig. 142 et 143) :

1° *Opercule suprasylvien.* — Commun à tous les Primates à territoire central operculisé. Il se développe aux dépens de la lèvre supérieure de la partie antérieure ou directe de la *suprasylvia.*

2° *Opercule du gyrus reuniens.* — Absent chez les Lému-

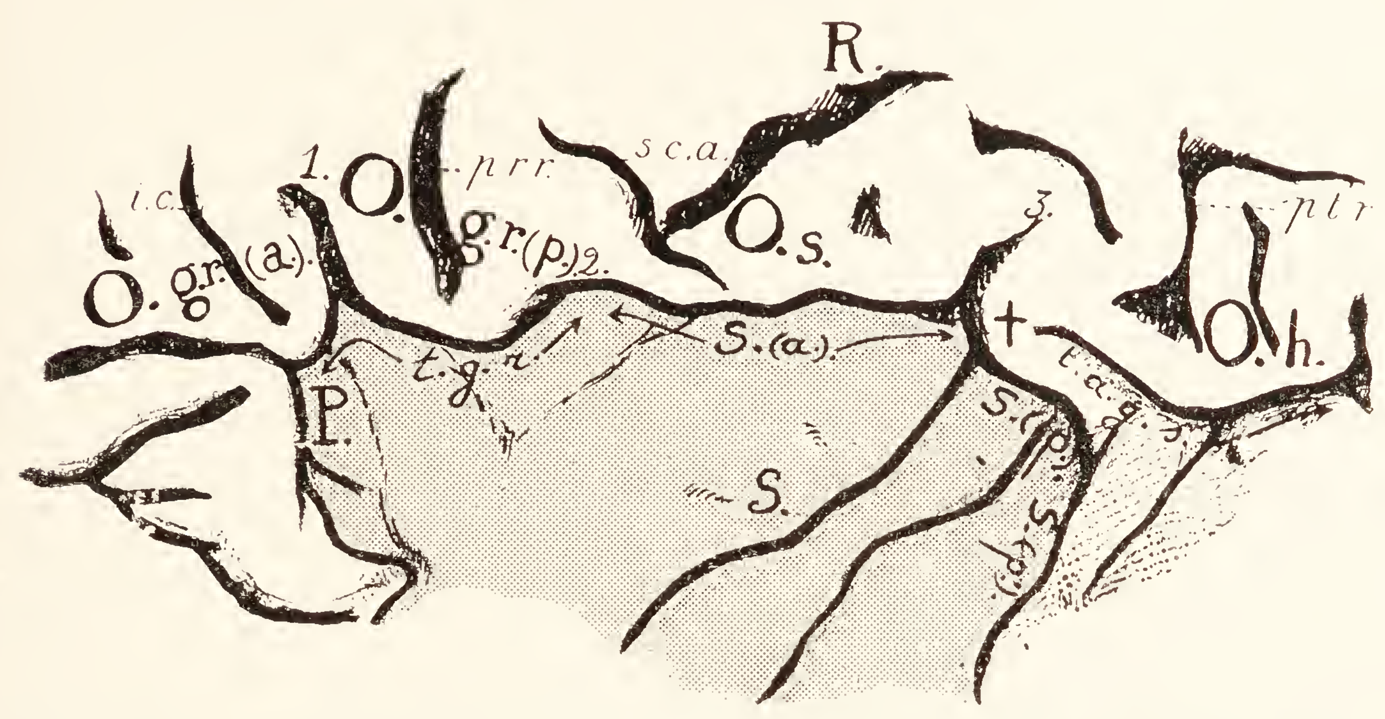


Fig. 142. — L'opercule supérieur du complexe sylvien chez l'Homme. — O. *g. r.* (*a.*), opercule du *gyrus reuniens*, partie antérieure (cap de Broca); *i. c.*, incisure du cap ; O. *g. r.* (*p.*), opercule du *gyrus reuniens*, partie postérieure; *prr.*, prérolandique ; O. *s.*, opercule suprasylvien ; *s. c. a.*, *subcentralis anterior* ; R., rolandique ; O. *h.*, opercule holopériphérique ; *ptr.*, postrolandique ; 1, 2, 3, incisures séparant les opercules ; +, pli de passage; P., *presylvia* (circulaire antérieur de Reil) ; *t. g. r.*, *transversus gyri reunientis*; S. (*a.*), *suprasylvia* (partie antérieure) ; S. (*p.*), *suprasylvia* (partie postérieure, premier tronçon); S. (*p'.*), *suprasylvia* (partie postérieure, deuxième tronçon = temporo-pariétal n° 1) ; S., *pseudosylvia* (circulaire postérieur de Reil) ; *t. a. g. s.*, *transversus anterior gyri suprasylviani*, répondant à la partie du territoire périphérique operculisée. Le territoire central operculisé (*insula* et *gyri* de Heschl) est en grisé. (D'après R. Anthony et A.-S. de Santa-Maria.) G. N.

riens, il n'existe qu'en partie (partie postérieure seulement) chez les Singes. Il n'est complet que chez l'Homme où sa partie antérieure, toujours bien distincte du reste, est l'opercule frontal ou cap de Broca.

3° *Opercule holopériphérique.* — Il répond à une très petite partie operculisée du territoire périphérique (portion du *gyrus arcuatus 3*), située en arrière de l'*insula posterior* et de la racine des *gyri* de Heschl (Voir fig. 142).

La constitution du sillon d'operculisation est la suivante (Voir fig. 143) :

Parties du sillon d'operculisation.	Correspondance avec les dénominations classiques.
Transversus gyri reunientis, répondant aux deux parties postérieure et antérieure (cap de Broca) de l'opercule du *gyrus reuniens*	Circulaire supérieur de Reil.
Suprasylvia, répondant à l'opercule suprasylvien .... { *Pars anterior*. Premier tronçon de la *pars posterior*. }	
+ ici est un pli de passage.	
Transversus anterior gyri suprasylviani, répondant à l'opercule holopériphérique	Sillon innominé, souvent désigné sous le nom de fond de la scissure de Sylvius.

Chacun des opercules dont est formée la lèvre supérieure du complexe sylvien est fondamentalement constitué d'une circonvolution arquée avec un ou deux sillons axiaux et séparée de sa voisine par une incisure (1, 2, 3 dans la figure 142).

Le tableau ci-contre résume l'ensemble de cette constitution (Voir p. 253).

Au-dessus du complexe sylvien, on voit nettement, chez les Lémuriens dont le cerveau est encore peu compliqué, deux sillons bien marqués, l'un en avant, l'autre en arrière, et sensiblement longitudinaux. Le premier est, à n'en pas douter, le coronal des non-Primates et le second leur latéral (Voir fig. 137).

Chez les Singes inférieurs, on observe deux sillons dans la région qu'occupe le coronal chez les non-Primates et chez les Lémuriens. Ce sont, d'une part, l'*arcuatus*, sillon composé de deux branches, l'une verticale et l'autre horizontale, s'articulant suivant un angle à peu près droit et dont l'ouverture regarde en avant. Dans cette ouverture, est un second sillon, le rostral, à peu près parallèle à la branche horizontale du

Opercules.	Sillon d'operculisation.	Sillons axiaux.	Incisures limitantes.
			Presylvia (à la surface : branche horizontale de Sylvius).
Partie antérieure de l'opercule du *g. r.* (cap de Broca)...	*t. g. r.* (*a.*)	Incisure du cap.	Incisure intra-operculaire antérieure (branche ascendante de Sylvius).
Partie postérieure de l'opercule du *g. r.*.............	*t. g. r.* (*p.*)	Partie inf. du prérolandique.	Incisure inter-operculaire (incisure frontale).
Opercule suprasylvien............	S (*pars anterior* et premier tronçon de la *pars posterior*).	Partie inf. du Rolando.	Incisure intra-operculaire postérieure (incisure pariétale).
Opercule holopériphérique.........	*t. a. g. s.*	Partie inf. du postrolandique.	Branche ascendante de l'extrémité postérieure du complexe sylvien.

premier. C'est probablement le rostral qui représenterait le coronal des non-Primates (Voir fig. 144).

Chez l'Homme, auquel les Anthropoïdes font passage à cet égard, il existe, dans la région du coronal, trois sillons se succédant de haut en bas et qu'on dénomme frontaux supérieur, moyen et inférieur. Ce serait le frontal inférieur ou plutôt, suivant Hervé (1) dont les arguments doivent être pris en considération très sérieuse, le frontal moyen qui correspondrait au rostral des Singes. Le coronal des non-Primates serait donc représenté chez l'Homme soit par le frontal moyen, soit par le frontal inférieur.

(1) G. Hervé, La circonvolution de Broca, Paris, 1888.

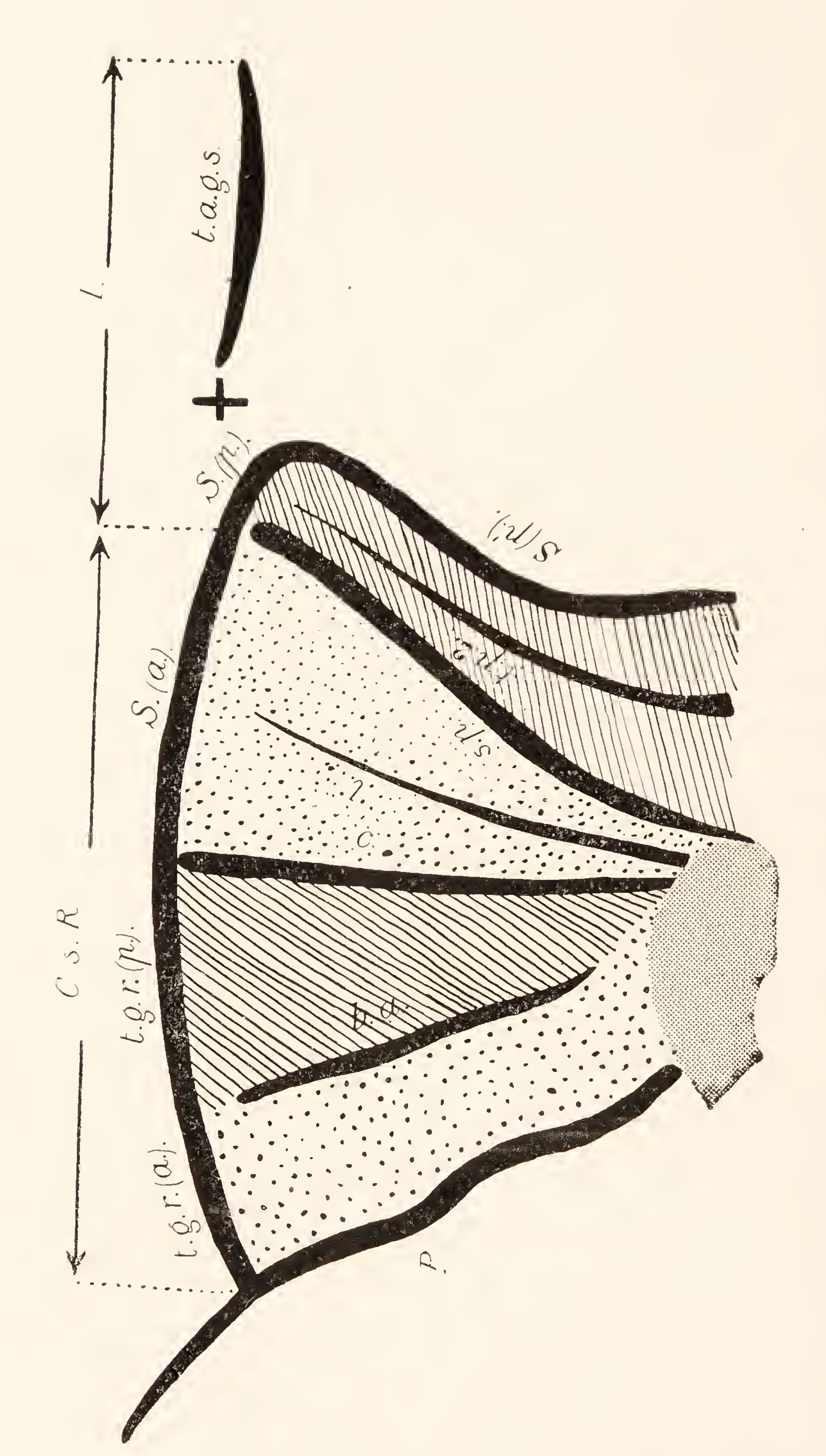


Fig. 143. — Schéma du territoire central operculisé chez l'Homme. — C. *s.* R., circulaire supérieur de Reil ; I, sillon innominé ; *b. a.*, *brevis anterior* ; *c.*, central ; *l.*, longitudinal ; *sp.*, *pseudosylvia* (circulaire postérieur de Reil) ; *t. p. 2*, sillon temporo-pariétal n° 2. Pour la signification des autres lettres, voir la légende de la figure 142. Les parties rhinencéphaliques sont en grisé. L'*insula* moyenne et les *gyri* de Heschl sont en hachures ; les *insula* antérieure et postérieure sont en pointillé. (D'après R. Anthony et A.-S. de Santa-Maria.)

Le latéral est sans aucun doute représenté chez les Primates par l'ensemble que constituent le post-central inférieur et l'intrapariétal ; à sa partie extrême (postlatéral), correspond peut-être le temporal 2, dont la forme et la position très particulières seraient en rapport avec l'accentuation de la flexion télencéphalique et la constitution du lobe temporal.

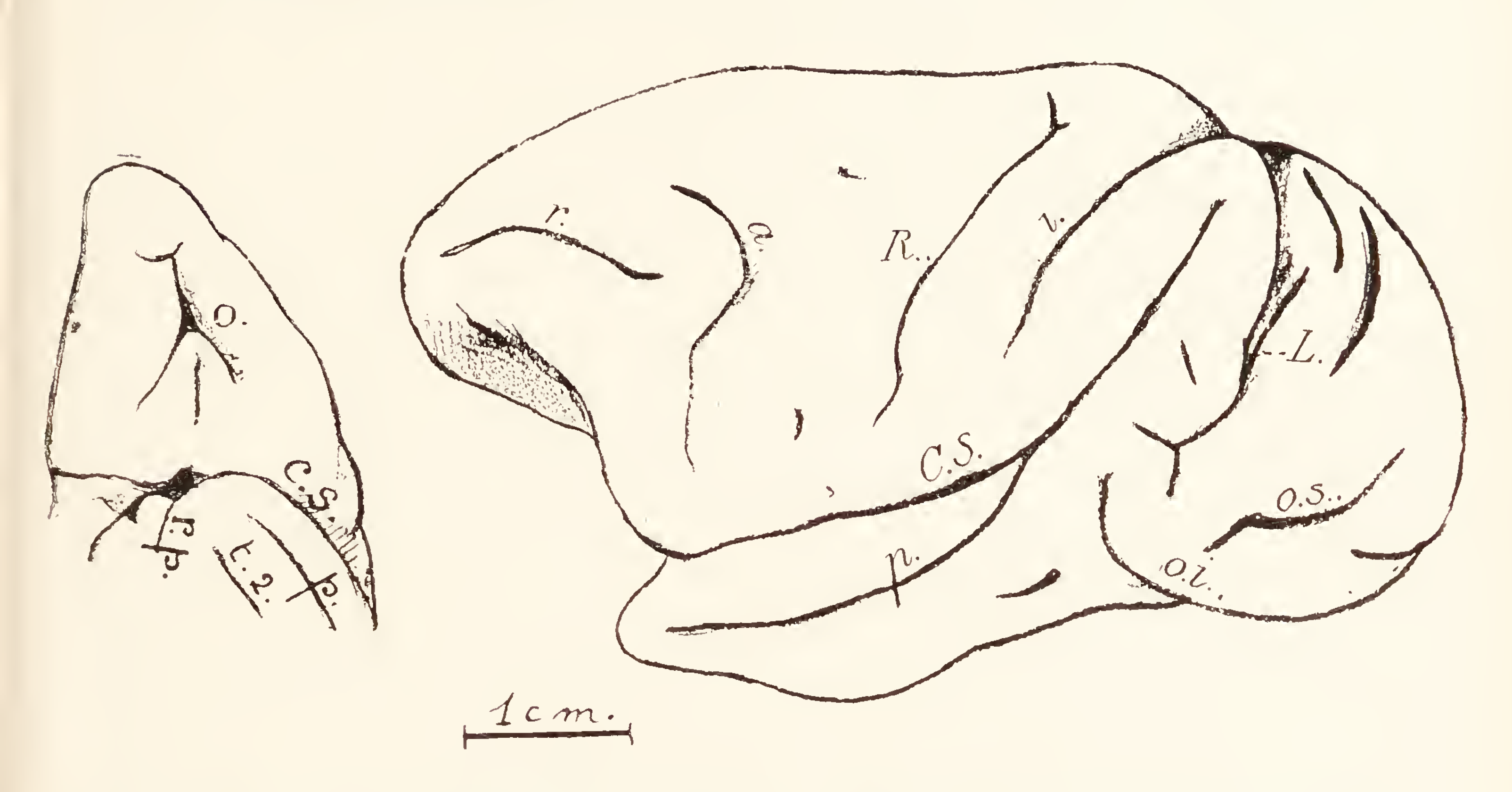


Fig. 144. — A droite, face externe gauche ; — à gauche, face inférieure de la partie antérieure gauche du télencéphale d'un *Cebus* sp. ♂ (n° 1913-388). — C. S., complexe sylvien ; R., Rolando ; *a.*, *arcuatus* ; *r.*, rostral ; *i.*, intrapariétal ; L., *lunatus* ; *p.*, parallèle ; *o. s.*, occipital supérieur ; *o. i.*, occipital inférieur ; *o.*, orbitaire ; *t. 2*, temporal 2 ; *r. p.*, rhinale postérieure. (D'après R. Anthony et A.-S. de Santa-Maria.) G. N.

A ces sillons fondamentaux s'ajoutent sur la face externe :

1° Un certain nombre de sillons longitudinaux surtout développés en avant, parallèlement au rostral, étant admis que celui-ci répond au coronal des non-Primates et est représenté chez l'Homme par le frontal moyen ; ce sont, chez ce dernier, le frontal supérieur et le frontal inférieur, qui ne seraient alors que des sillons de complication dont l'apparition et l'importance augmentent à mesure que le cerveau augmente de volume. A cette catégorie des sillons longitudi-

naux de complication peut aussi se rapporter le *transversus gyri reunientis*, dont nous avons déjà parlé ;

2° Des sillons à direction radiaire dont la présence est liée à la forme même, subsphérique, du cerveau, et dont il ne faut pas, par conséquent, chercher les correspondants chez les non-Primates ; ce sont les précentraux supérieur et

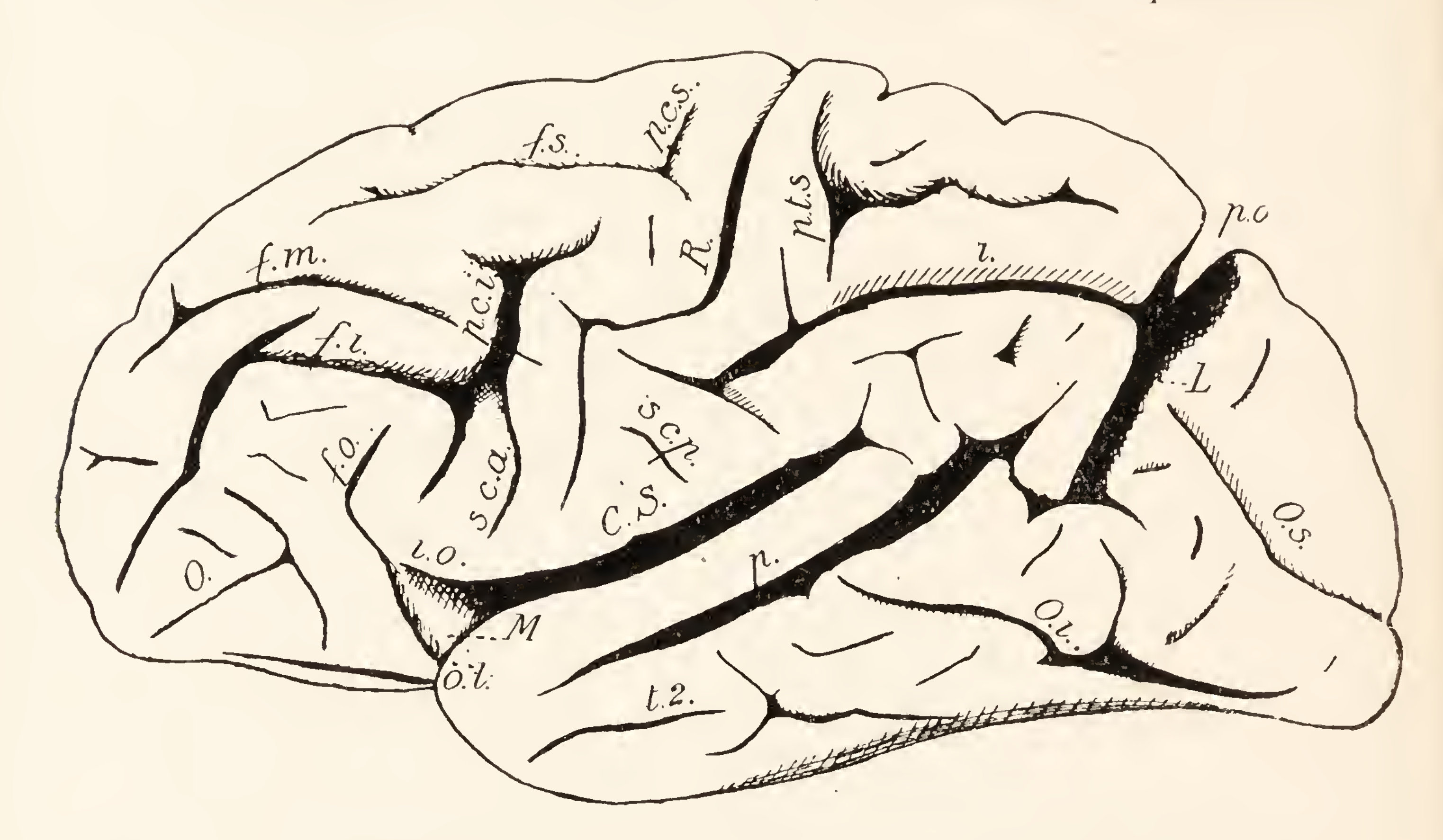


Fig. 145. — Face externe gauche d'un cerveau d'*Anthropopithecus tschego* Duv. ♀ (n° 1913-99). — C. S., complexe sylvien ; *i. o.*, *incisura opercularis*; M., *insula* antérieure de Marchand ; O., orbitaire; *f. o.*, fronto-orbitaire (*presylvia*) ; *f. i.*, frontal inférieur ; *f. m.*, frontal moyen ; *f. s.*, frontal supérieur ; *p. c. i.*, précentral inférieur ; *s. c. a.*, *subcentralis anterior* ; R., Rolando ; *s. c. p.*, *subcentralis posterior* ; *pt. s.*, postcentral supérieur ; *i.*, intrapariétal ; *p. o.*, incisure pariéto-occipitale ; L., *lunatus* ; O. *s.*, occipital supérieur ; O. *i.*, occipital inférieur ; *p.*, parallèle ; *t. 2*, temporal n° 2 ; *ol.*, olfactif. G. N.

inférieur, le second étant figuré chez les Singes cynomorphes par la branche verticale de l'*arcuatus*; le central ou rolandique, le post-central supérieur (le post-central inférieur faisant, comme nous l'avons vu, partie intégrante de l'intrapariétal et entrant de ce fait dans la catégorie des sillons fondamentaux, puisque l'intrapariétal correspondrait au latéral), sillons placés dans l'espace qui sépare le coronal du latéral; l'*incisura*

parieto-occipitalis, que contourne l'*arcus parieto-occipitalis,*



Fig. 146. — Face externe gauche du télencéphale humain (d'après G. Elliot-Smith). — *h.*, branche horizontale ou antérieure du complexe sylvien ; *a.*, branche ascendante ou postérieure du complexe sylvien ; *pc.*, précentral. Pour la signification des autres lettres, voir la légende de la figure 145. Moitié grandeur naturelle.

limité en avant par une petite incisure constante, lorsque, chez les Primates, le cerveau atteint un certain degré de gyrencéphalie, branchée sur l'intrapariétal, et que, dans toutes nos descriptions, nous avons désignée, A.-S. de Santa-Maria et moi, par la lettre grecque ζ ; l'occipital transverse, branche de l'intrapariétal cachée sous l'opercule occipital ; l'orbitaire présentant généralement la forme d'un X, d'un H ou d'un K dont la branche externe correspond vraisemblablement en partie,



Fig. 147. — Dissection du complexe pariéto-occipital externe droit chez un *Cynocephalus sphinx* ♂ (nº 1911-342). — R., Rolando ; *i.*, intrapariétal ; *p.*, parallèle ; *o. s.*, occipital supérieur ; C. S., complexe sylvien. G. N.

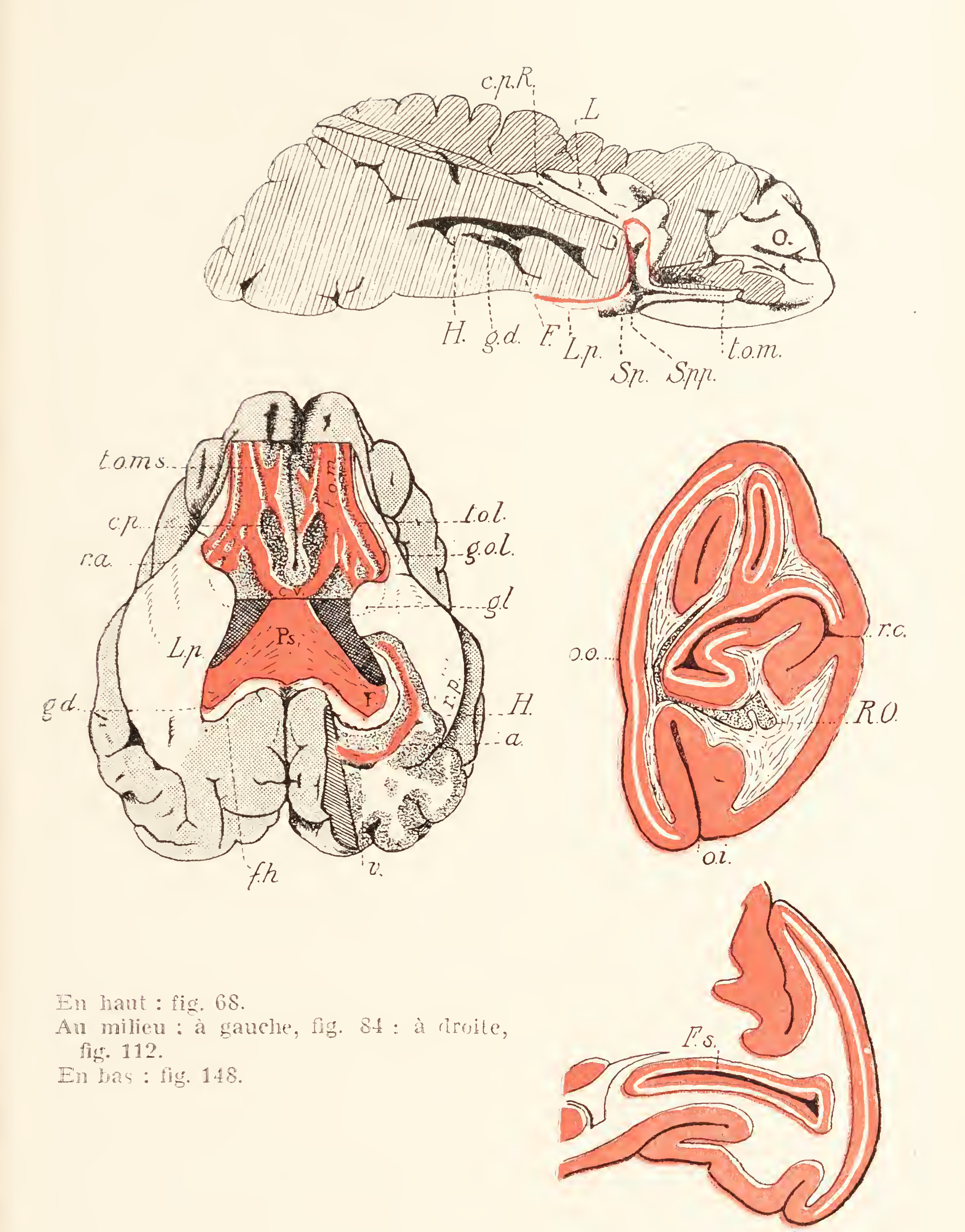
LÉGENDES DE LA PLANCHE

Fig. 68. — La position de la rhinale (marquée par un trait rouge) chez l'Homme. Les surfaces de section sont en hachures. Le ventricule latéral est en noir. — *t. o. m.*, *tractus olfactorius mesialis; S. p. p.*, *sulcus parolfactorius posterior; S. p.*, substance perforée ; L. *p.*, lobe piriforme : F, *fornix; g. d.*, *gyrus dentatus;* H, hippocampe; *c. p.* R., circulaire postérieur de Reil (*pseudosylvia*)*;* L, longitudinal de l'*insula;* O, sillons orbitaires. — Un peu moins de moitié de grandeur naturelle.

Fig. 84. — L'ensemble des voies conductrices du rhinencéphale chez un macrosmatique (*Cervus axis* Erxleb., n° 1924-289, ♀) ; vue inférieure. — F, *fornix;* Ps., *psalterium* ; *f. h.*, *fissura hippocampi ; g. d.*, *gyrus dentatus ; v.*, ventricule; H, hippocampe; *a.*, *alveus; r. p.*, rhinale postérieure; L. *p.*, lobe piriforme; *r. a.*, rhinale antérieure ; *g. l.*, *gyrus lunaris ; c. v.*, commissure ventrale ; *g. o. l.*, *gyrus olfactorius lateralis; t. o. l.*, *tractus olfactorius lateralis; t. o. m.*, *tractus olfactorius medius ; t. o. ms.*, *tractus olfactorius mesialis.* — Ablation du cerveau moyen ; section horizontale de la partie antérieure du rhinencéphale basal ; section de la partie postérieure du *neopallium* à gauche. Le *neopallium* (non sectionné) est en grisé. — 2/3 de grandeur naturelle. Préparation de F. Coupin.

Fig. 112. — La strie de Gennari au bord de l'opercule occipital chez le *Macacus rhesus* Aud., ♂ (n° 1912-327). — Coupe passant en avant du pôle occipital. — *o. o.*, opercule occipital ; *o. i.*, occipital inférieur ; *r. c.*, rétrocalcarine ; R. O., radiations optiques. — La substance grise est en rouge ; la substance blanche est en blanc. — G. N. × 3.

Fig. 148. — Les rapports de la strie de Gennari au niveau de l'opercule occipital et de la fosse striée. Coupe paramésiale d'un hémisphère droit de *Macacus rhesus*, Aud., ♂. (n° 1912-327). — F. *s.*, fosse striée. La substance grise est en rouge, la substance blanche est en blanc. — G. N. × 1,3.



En haut : fig. 68.
Au milieu : à gauche, fig. 84 : à droite, fig. 112.
En bas : fig. 148.

comme nous l'avons vu, chez les Singes cynomorphes, au fronto-orbitaire des Anthropoïdes, c'est-à-dire à la *presylvia*; le *sulcus lunatus* enfin (Voir fig. 106, 113, 124, 144, 145, 146 et 154).

Ce dernier, reconnu et bien étudié par G. ELLIOT-SMITH, mérite qu'on s'y arrête et le mérite d'autant plus que les traités classiques français d'anatomie l'ont jusqu'ici ignoré. C'est un sillon de direction radiaire, mais qui affecte la forme d'un arc à ouverture postérieure (Voir fig. 106, 124, 126, 144, 145 et 146). De plus, sa lèvre postérieure, très développée, operculise la région qu'occupe l'occipital transverse (opercule occipital externe); c'est au bord de cette lèvre operculisante que s'arrête la strie de Gennari, lame de substance blanche visible à l'œil nu dans la substance grise de l'écorce occipitale et qui résulte de l'accentuation de la strie externe de Baillarger; la strie de Gennari marque le territoire de l'aire visuelle (Voir fig. 112 et 148). Très développé chez les Singes, l'opercule occipital, souvent méconnaissable chez l'Homme, est, dans les cas les plus favorables, réduit à une sorte de mince écaille très rapprochée du pôle occipital (Voir fig. 146).

En arrière du *sulcus lunatus*, et par conséquent en pleine aire visuelle, est un sillon bifurqué en arrière, l'occipital supérieur (*triradiatus* de LANDAU, *calcarinus externus* d'ELLIOT-SMITH). L'occipital inférieur limite l'aire visuelle en bas (*sulcus infrastriatus*). Ces deux derniers sillons peuvent entrer dans la catégorie des sillons longitudinaux de complication.

Aux sillons radiaires doivent aussi se rattacher les *breves anterior* et *posterior*, ainsi que le central et le longitudinal, de l'*insula*, à moins que l'un de ces deux derniers ne représente la branche antérieure de l'*ectosylvia* (Voir p. 239 et 240).

Chez les non-Primates dont le télencéphale se rapproche de la forme subsphérique, comme l'Éléphant et Cétacés, on constate aussi de ces sillons radiaires. L'*ansatus* est un de ces sillons.

3° Un sillon à direction transversale, le *fronto-marginalis* de WERNICKE, qui, branché à l'extrémité antérieure du frontal moyen, quelquefois du frontal inférieur, a sa présence liée au développement et à l'importance du lobe frontal dans le sens transverse. Ébauché chez les Anthropoïdes, il prend chez l'Homme son maximum d'importance.

4° Des sillons de complication, en tous les sens, dont le nombre varie suivant les individus et le volume de leur cerveau. Ils traduisent l'accroissement du cortex néopalléal.

Sur la face interne de l'hémisphère (Voir fig. 43, 149, 150, 151, 152, 153, 154), le territoire périphérique présente d'abord

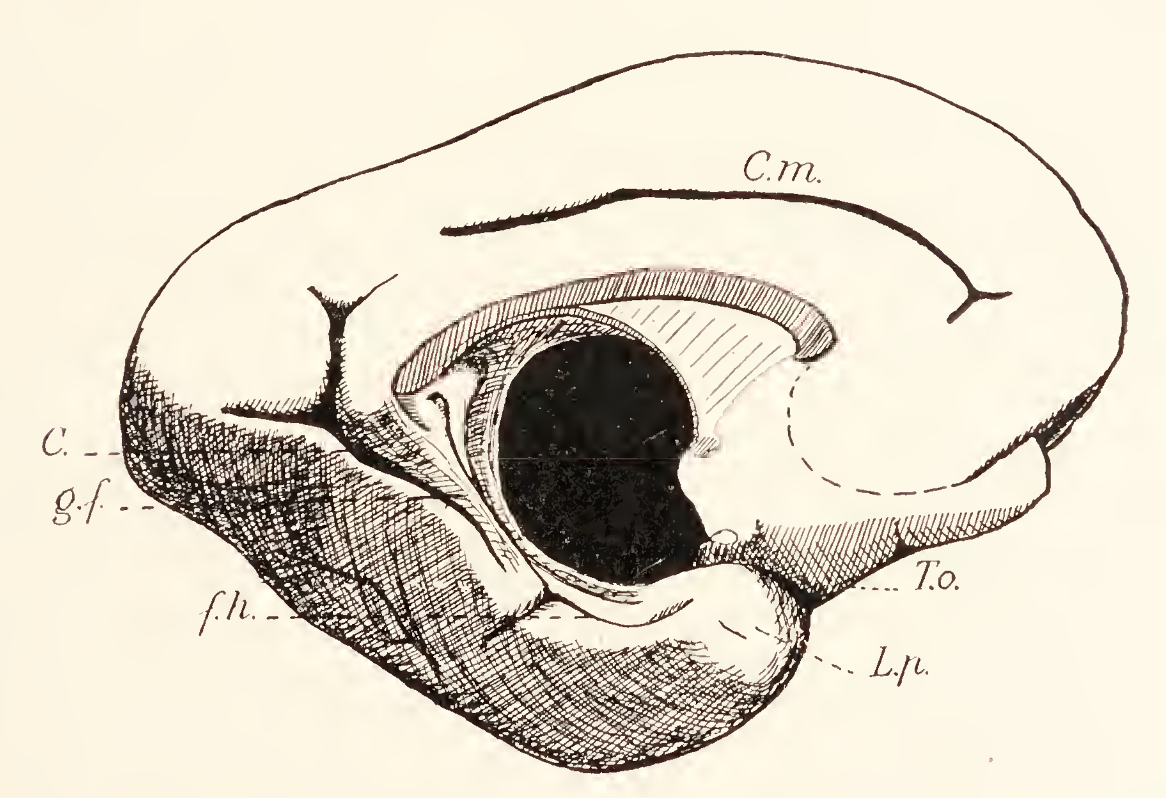


Fig. 149. — Face interne de l'hémisphère gauche chez le *Chiromys madagascariensis* E. Geoffr. Exemplaire de la collection de M. DE ROTHSCHILD. — L. *p.*, lobe piriforme ; *f. h.*, fissure de l'Hippocampe ; *g. f.*, *gyrus fornicatus* ; C., calcarine vraie ; C. *m.*, calloso-marginal ; T. *o.*, tubercule olfactif. G. N. × 2.

le système calcarin, beaucoup plus complexe chez les Primates que chez les non-Primates et qui comprend :

1° La calcarine vraie correspondant au sillon du même nom chez les non-Primates et qui marque la limite antérieure, sur la face mésiale de l'hémisphère, de l'aire visuelle caracté-

risée elle-même, comme nous l'avons dit, par la présence de la strie de Gennari ; on appelle parfois, pour cette raison, la calcarine vraie *limitans anterior areae striatae* ou *praestriatus* (G. Elliot-Smith).

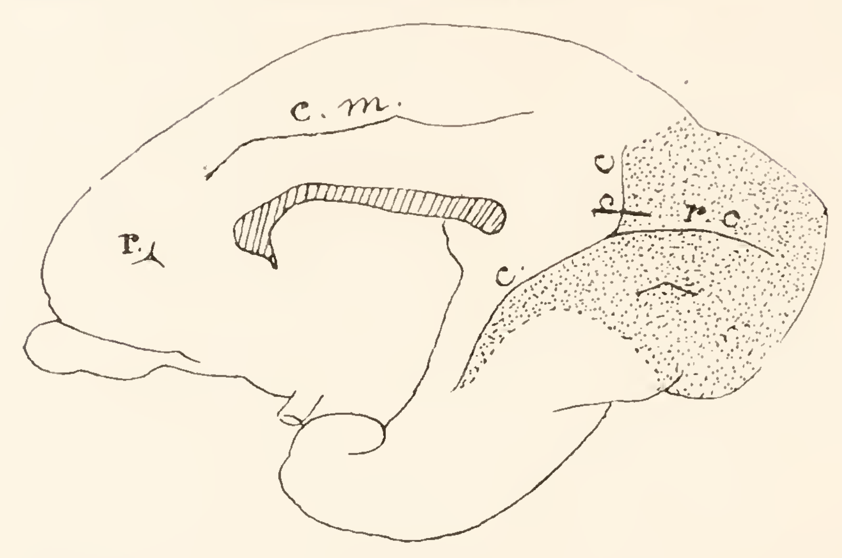


Fig. 150. — Le complexe calcarin (côté droit) et ses rapports avec la zone visuelle (en pointillé) chez un *Lemur*. — *c.*, calcarine ; *r. c.*, rétrocalcarine ; *p. c.*, paracalcarine ; *c. m.*, calloso-marginal ; *r.*, rostral interne. (Imité de Brodmann.) G. N. × 1 1/2.

La calcarine est bien développée chez les Lémuriens (Voir fig. 149 et 150) ; mais, chez les Singes, y compris les Anthropoïdes, elle est très courte et operculisée par un repli du *gyrus fornicatus*, qui est la circonvolution placée à la périphérie de la fissure hippocampienne, à la marge du neopallium par conséquent ; ce repli est lui-même recouvert par l'extrémité antérieure des lèvres de la rétrocalcarine, qui le croisent à angle droit (Voir fig. 192) ; on ne voit chez les Singes la calcarine exposée que chez les fœtus, où elle est d'ailleurs très courte ; chez l'Homme, elle est très longue et

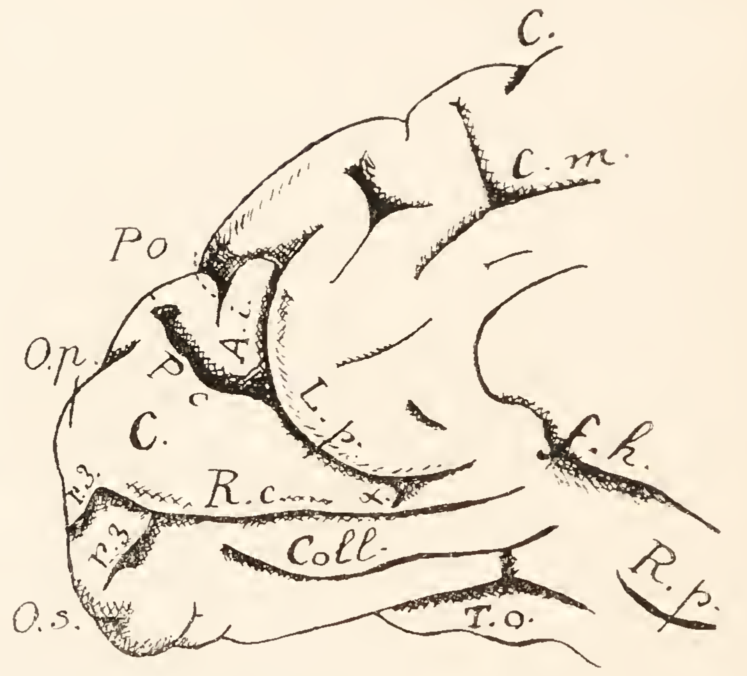


Fig. 151. — Le complexe calcarin gauche chez le Gorille (d'après G. Elliot-Smith). — C., central; *c. m.*, calloso-marginal ; P. *o.*, incisure pariéto-occipitale ; O. *p.*, *sulcus occipitalis paramesialis* ; *a. i.*, *arcus intercuneatus* ; L. *p.*, *limitans precunei* ; P. *c.*, paracalcarine ; C., *cuneus* ; R. *c.*, rétrocalcarine, avec ses branches postérieures, *r.* 3 ; α, pli de passage (*gyrus cunei*) ; *o. s.*, occipital supérieur ; *Coll.*, collatéral ; T. O., temporo-occipital ; R. *p.*, rhinale postérieure ; *f. h.*, fissure de l'hippocampe. G. N.

bien visible à la surface du neopallium (Voir fig. 152 et 156).

2° La rétrocalcarine, prolongement postérieur généralement bifurqué en arrière (sauf quelques rares exceptions : espèces de petite taille, Semnopithèques) de la calcarine, sur laquelle elle se branche suivant un angle très obtus ouvert en arrière et en bas ; sa présence est liée au développement du lobe occipital chez les Primates. Les non-Primates qui n'ont pas de lobe occipital n'ont pas non plus de rétrocalcarine ; peut-être cependant en voit-on une ébauche chez les Ours (Voir p. 112).

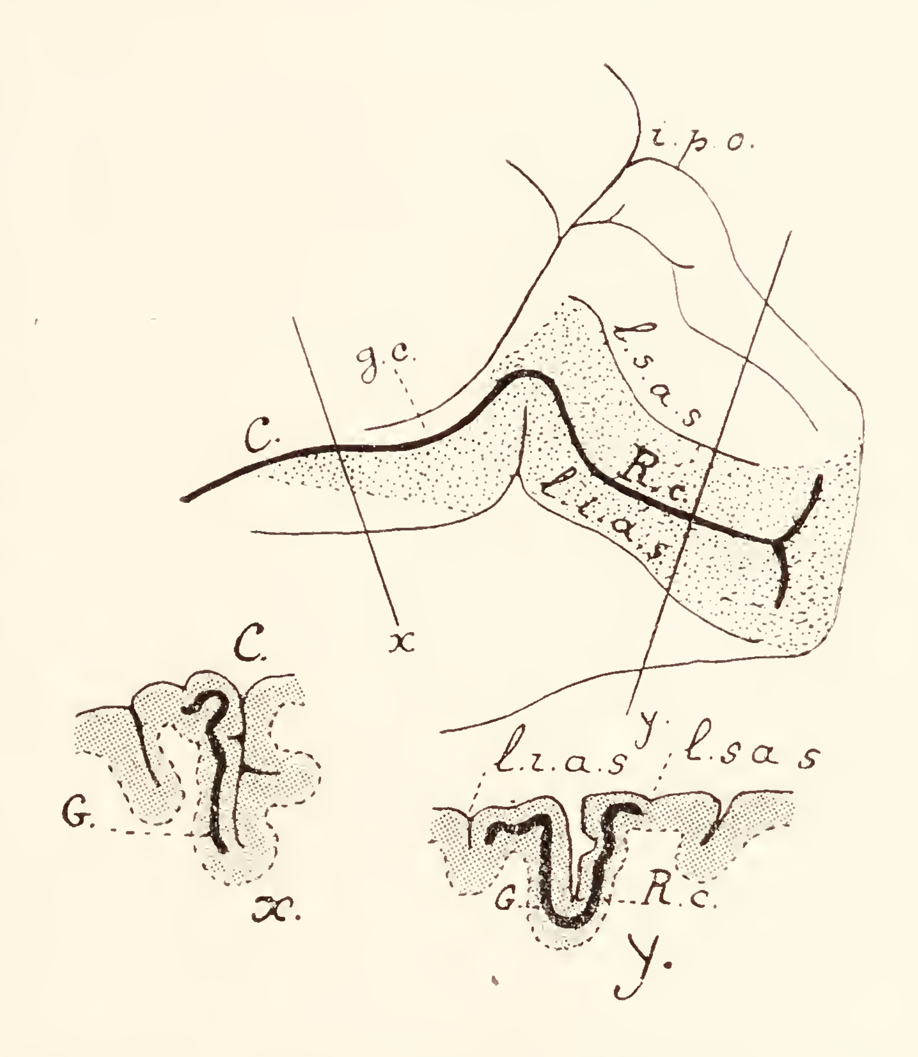


Fig. 152. — Aire visuelle à la face interne de l'hémisphère droit chez l'Homme (Égyptien moderne ♂) et ses coupes, *x* au niveau de la calcarine, *y* au niveau de la rétrocalcarine. — *i. p. o.*, incisure pariéto-occipitale ; *g. c.*, *gyrus cunei* ; C., calcarine ; R. *c.*, rétrocalcarine ; *l. s. a. s.*, *limitans superior areae striatae*; *l. i. a. s.*, *limitans inferior areae striatae* ; G., strie de Gennari. (D'après G. Elliot-Smith.)

La rétrocalcarine, correspondant à la fosse striée du fœtus, est le plus précoce de tous les sillons du neopallium chez les Primates ; elle apparaît bien avant la *suprasylvia* sur la face externe. Elle est située en pleine aire striée, et c'est pourquoi on l'appelle aussi *occipitalis intrastriatus mesialis* (G. Elliot-Smith). L'aire striée est limitée de part et d'autre de la rétrocalcarine par deux petits sillons qui lui sont parallèles, et qui sont situés au dedans de ses bords chez les Singes dont le

cerveau est assez volumineux pour que de tels sillons existent, au dehors au contraire chez l'Homme (*limitantes superior* et *inferior areae striatae*). En raison de sa précocité et de sa profondeur, la rétrocalcarine détermine à l'intérieur de la corne occipitale ventriculaire une saillie tout à fait comparable à celle que la fissure de l'hippocampe fait à l'intérieur de la corne temporale. C'est cette saillie qu'on appelle l'ergot de Morand.

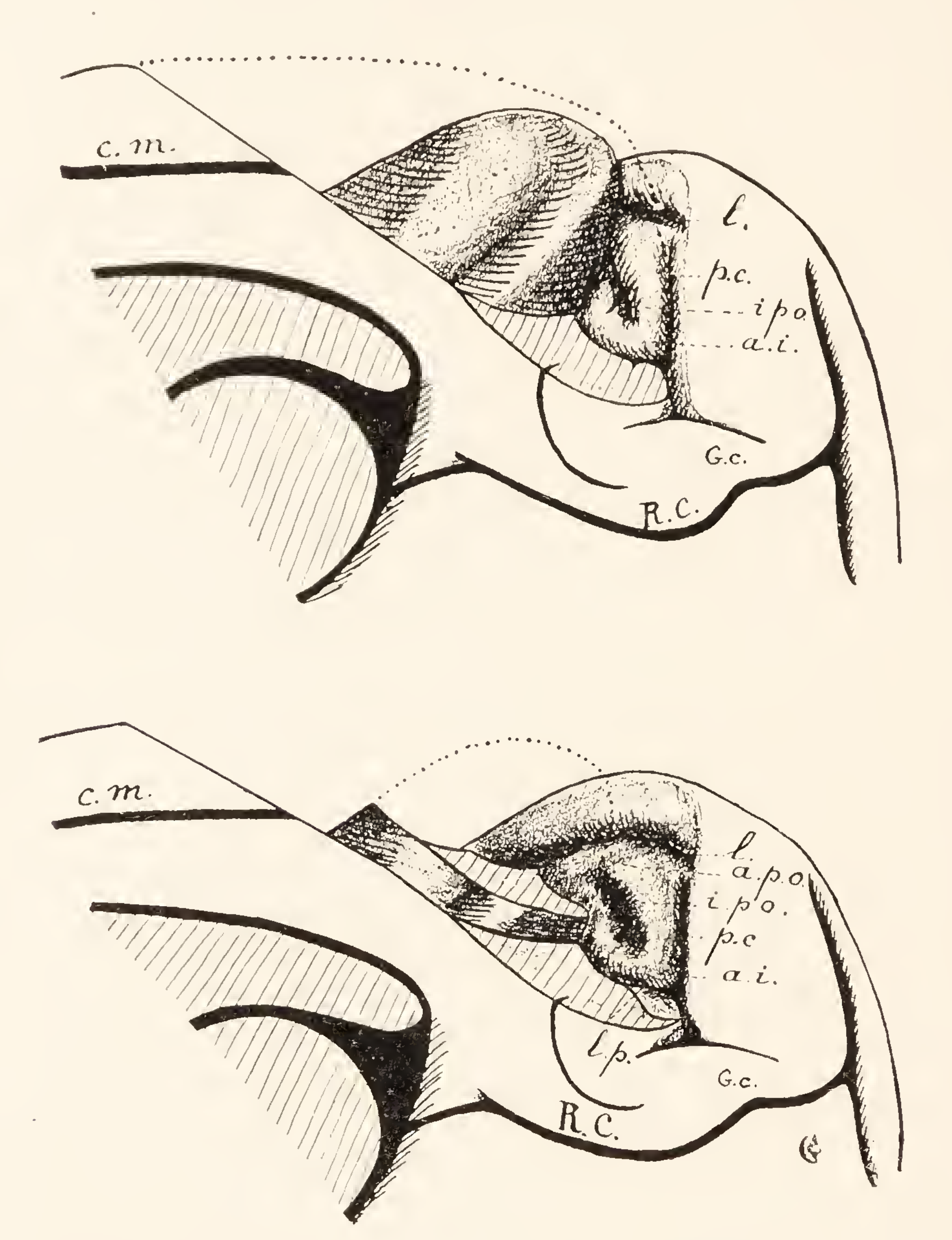


Fig. 153. — Dissection du complexe pariéto-occipital droit chez un *Mormon maimon* jeune (nº 1907-118) pour montrer l'incisure pariéto-occipitale tout entière sur la face mésiale. — R. C., rétrocalcarine ; G. *c.*, *gyrus cunei* ; *l. p. limitans precunei* ; *p. c.*, paracalcarine ; *a. i.*, *arcus intercuneatus* ; *a. p. o.*, *arcus parieto-occipitalis* ; *i. p. o.*, *incisura parieto-occipitalis* ; *l.*, *lunatus*; *c. m.*, calloso-marginal. G. N. × 2.

Le seul autre sillon qui, sur la face interne de l'hémisphère, soit assimilable à un sillon des non-Primates (l'intercalaire) est le calloso-marginal, qui suit la direction du bord mésial et de la voûte du corps calleux. Le crucial n'existe pas.

A ces sillons fondamentaux s'ajoutent, comme sur la face externe, deux groupes de sillons complémentaires, les

uns longitudinaux [rostral (1), subpariétal et collatéral], les autres radiaires, en rapport, comme sur la face externe, avec la forme subsphérique du cerveau. Ces derniers, tous groupés, sont situés dans une fente profonde, la fosse pariéto-occipitale (Voir fig. 153 et 154); ce sont, d'avant en arrière : le *limitans precunei*, qui descend très bas jusqu'à atteindre presque la rétrocalcarine, dont il est séparé par un pli de passage superficiel (chez les Singes) ou profond (chez l'Homme), le *gyrus cunei* ; l'*incisura parieto-occipitalis* débordant, comme nous l'avons vu, sur la face externe, et qu'entoure, sur cette face mésiale, l'*arcus intercuneatus* ; enfin la paracalcarine, beaucoup plus courte que le *limitans precunei*.

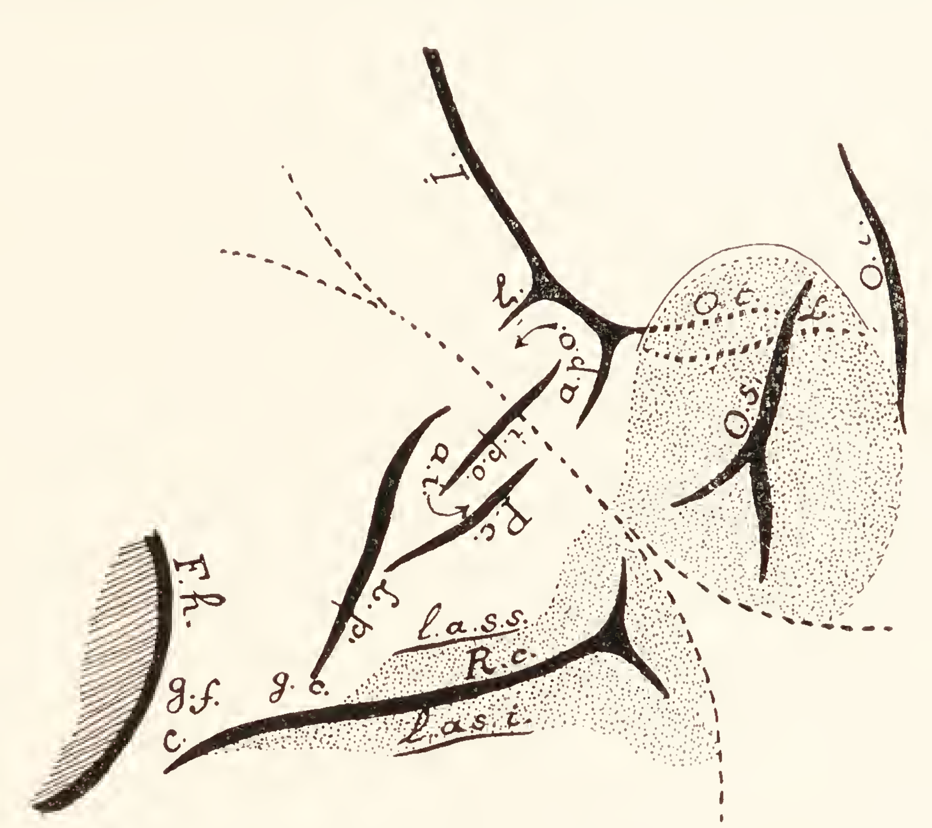


Fig. 154. — Schéma idéal explicatif de la figure 153. En haut, la face externe de l'hémisphère ; en bas, sa face interne. Les deux faces sont ramenées sur le même plan. — I., intrapariétal ; ζ., incisure ζ ; *o.t.*, occipital transverse ; L., *lunatus* ; O. *s.*, occipital supérieur ; O. *i.*, occipital inférieur ; *i. p. o.*, incisure pariéto-occipitale ; *a. i.*, *arcus intercuneatus* ; L. *p.*, *limitans precunei* ; P. *c.*, paracalcarine ; C., calcarine ; R. *c.*, rétrocalcarine ; *g. f.*, *gyrus fornicatus* ; *g. c.*, *gyrus cunei* ; *l. a. s. s.*, *limitans superior areae striatae* ; *l. a. s. i.*, *limitans inferior areae striatae* ; F. *h.*, fissure de l'hippocampe. L'aire striée est en pointillé.

Chez beaucoup de Singes cynomorphes (Cercopithécinés : Macaques, Cercopithèques, Cynocéphales), le bord mésial de l'hémisphère, c'est-à-dire la sorte de plicature que le manteau subit en cet endroit, passe de telle sorte que l'incisure pariéto-

(1) Ne pas confondre le rostral de la face interne ou mésiale avec le rostral de face externe mentionné chez les Singes.

occipitale tout entière est située sur la face interne. Il en résulte une disposition d'interprétation difficile, mais que les figures 153 et 154 feront mieux comprendre qu'un long texte.

Dans ces deux descriptions du neopallium, aussi bien celle des non-Primates que celle des Primates, nous n'avons, pour la facilité de l'exposé, voulu avoir en vue que les plissements. Mais on donne aussi des noms particuliers aux parties super-

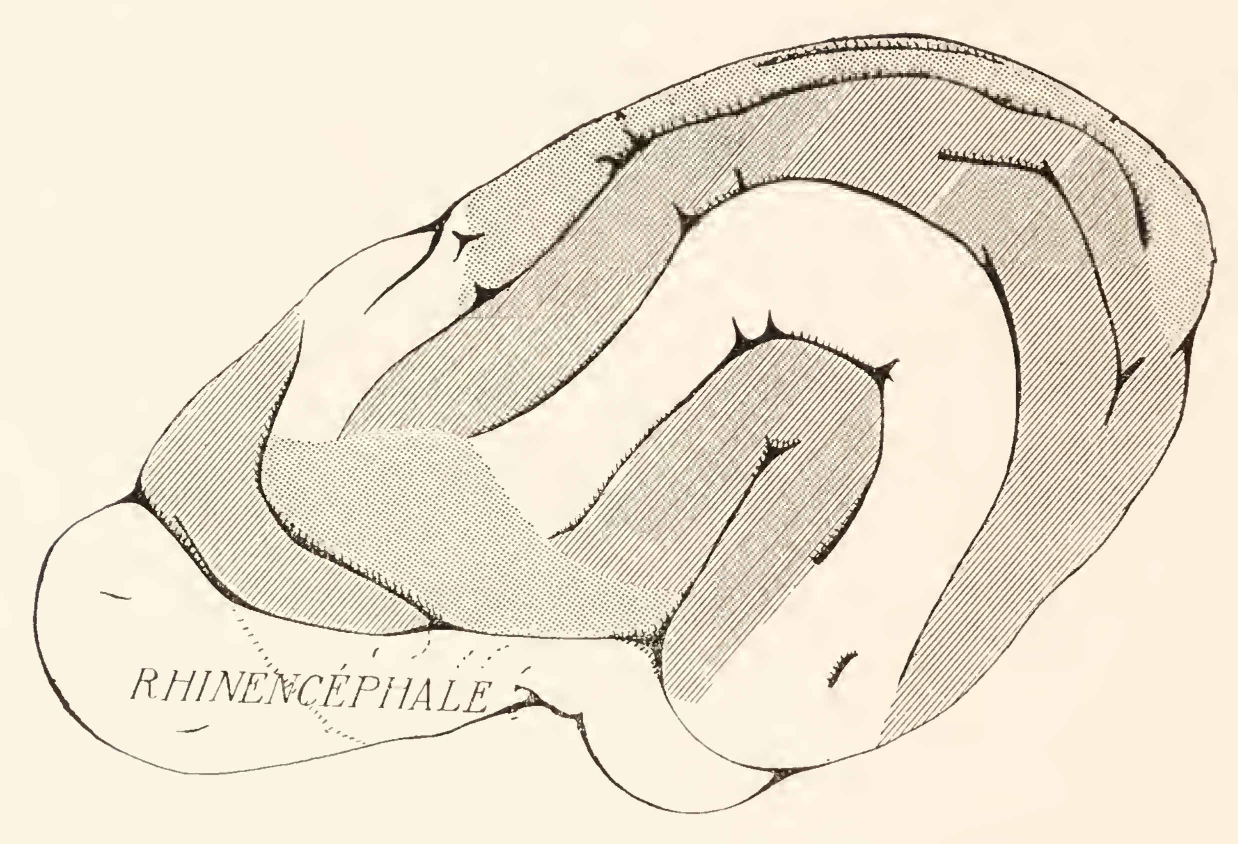


Fig. 155. — Les aires superficielles néopalléales de la face externe gauche chez le Chien. — Le *gyrus* sigmoïde et le *gyrus arcuatus 2* sont en blanc ; le lobe orbitaire et les *gyri arcuati 1* et *3* sont en hachures ; le *gyrus reuniens* et le *gyrus arcuatus 4* sont en grisé.

ficielles, *gyrus* ou circonvolutions, comprises entre les plissements ; nous avons eu d'ailleurs à en parler. Nous allons simplement les énumérer ici.

Chez les non-Primates, et chez les Carnassiers en particulier, on distingue : 1° sur la face externe : quatre *gyri arcuati* numérotés de la scissure rhinale au bord supérieur de l'hémisphère ; le *gyrus reuniens* ; le *gyrus* sigmoïde, entourant l'extrémité antérieure du crucial ; le lobe orbitaire entre la *presylvia*

et la rhinale antérieure (Voir fig. 155) ; chez les Carnassiers arctoïdes, le losange ursin ; 2° sur la face interne : le *gyrus fornicatus* entre la calcarine et la fissure de l'hippocampe.

Chez les Primates, la nomenclature des aires superficielles

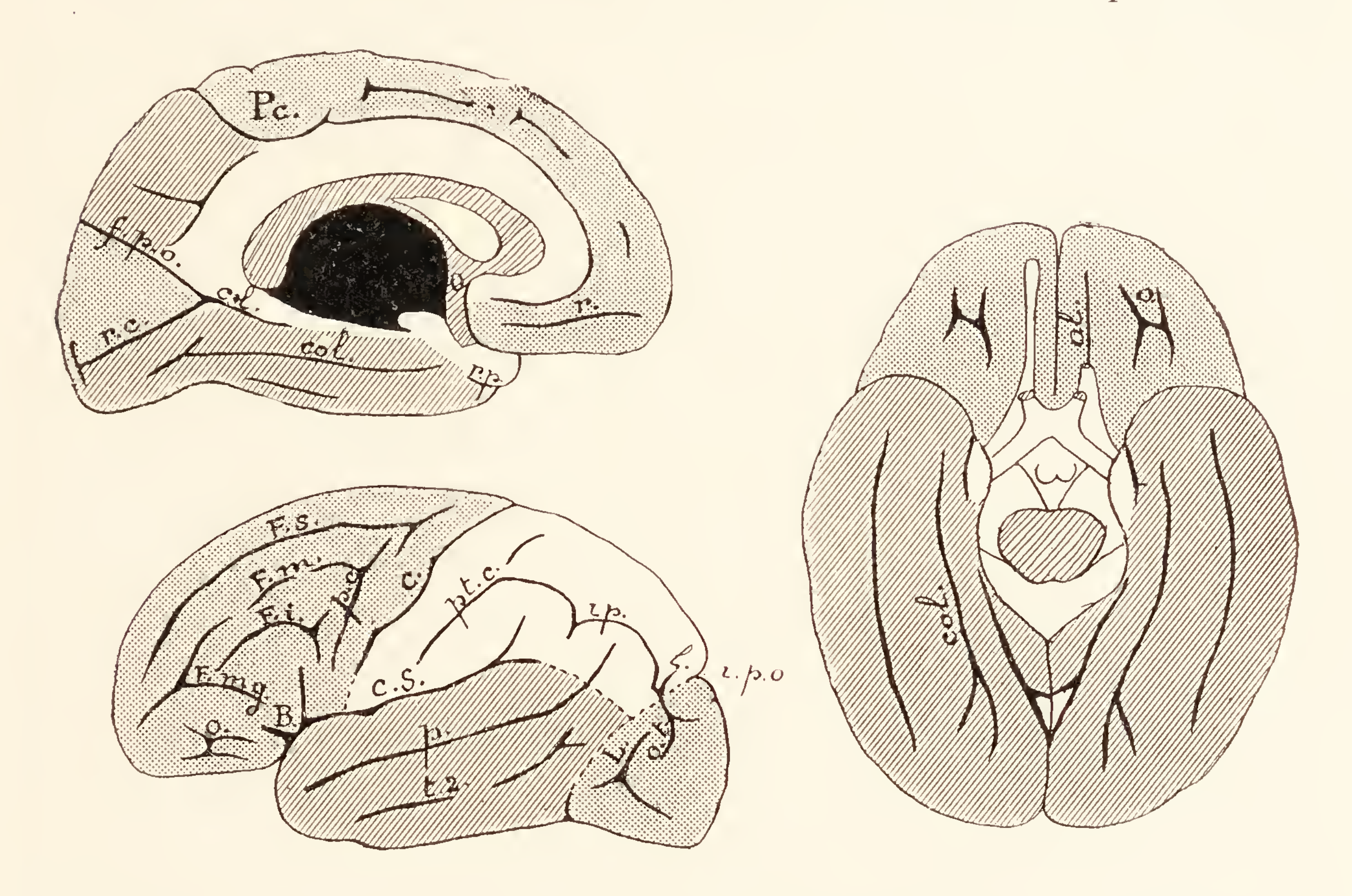


Fig. 156. — Les aires superficielles néopalléales chez l'Homme (schéma). — A gauche et en haut, face interne gauche. A gauche et en bas, face externe gauche. A droite, face inférieure. En blanc : sur la face externe, le lobe pariétal ; sur les faces interne et inférieure, le *gyrus fornicatus*, le *gyrus callosus* avec en plus les parties rhinencéphaliques et toutes les régions de l'encéphale qui ne sont pas télencéphaliques. En hachures : sur la face externe, le lobe temporal ; sur les faces interne et inférieure, le lobe temporo-occipital et le lobe quadrilatère. En grisé : sur la face externe, les lobes frontal et occipital ; sur la face interne, le *cuneus*, le lobe paracentral et le lobe frontal interne ; sur la face inférieure, le lobe orbitaire. — C..S., complexe sylvien ; C., central ; *pc*, précentral ; F. *s.*, frontal supérieur ; F. *m.*, frontal moyen ; F. *i.*, frontal inférieur ; F. *mg.*, fronto-marginal ; O., orbitaire ; B., cap de Broca ; *pt. c.*, postcentral ; *i. p.*, intrapariétal ; ζ, incisure ζ ; *i. p. o.*, incisure pariéto-occipitale ; *o. t.*, occipital tranverse ; L., *lunatus* ; *r. p.*, rhinale postérieure ; *r.*, rostral interne ; *col.*, collatéral ; *cl.*, calcarine ; *f. p. o.*, fissure pariéto-occipitale ; *rc.*, rétrocalcarine ; Pc., lobe paracentral ; *ol.*, sillon olfactif.

est beaucoup plus compliquée que chez les non-Primates ; la lecture des traités classiques d'anatomie et de physiologie exige qu'on en connaisse au moins les noms (Voir fig. 156).

Sur la face externe, on appelle lobe frontal toute la partie

du manteau qui, située en avant du sillon central, est limitée en bas par la soi-disant scissure du Sylvius. Il comprend quatre circonvolutions : frontale supérieure, frontale moyenne, frontale inférieure, frontale ascendante. On appelle lobe pariétal toute la partie située depuis le sillon central jusqu'à l'incisure pariéto-occipitale et le prolongement supposé de sa direction. Le lobe pariétal est mal défini en bas ; sa limite serait une ligne partant de l'extrémité du complexe sylvien et rejoignant à peu près en son milieu la ligne qui marque la limite antérieure du lobe occipital. Le lobe pariétal comprend trois circonvolutions : pariétale supérieure, pariétale inférieure, pariétale ascendante ; à la seconde se rattachent le pli courbe, ou lobule angulaire, qui coiffe l'extrémité du parallèle, et le lobule du pli courbe, ou lobule marginal, qui coiffe l'extrémité du complexe sylvien. Au-dessous du lobe frontal et du lobe pariétal, et operculisée par leurs bords inférieurs, est l'*insula* avec ses trois (ou deux) parties (antérieure, moyenne et postérieure). On appelle lobe occipital toute la partie du manteau située en arrière d'une ligne qui prolonge, suivant sa direction, l'incisure pariéto-occipitale. L'*arcus parieto-occipitalis* est, comme son nom l'indique, le pli de passage réunissant le lobe pariétal au lobe occipital. Ces parties une fois délimitées, le quatrième lobe de la face externe, c'est-à-dire le lobe temporal, se définit de lui-même. Il comprend trois circonvolutions : première, deuxième, troisième temporale. A la surface supérieure du lobe temporal sont des parties operculisées, les circonvolutions pariéto-temporales en arrière, les *gyri* de Heschl en avant.

Sur la face inférieure, on distingue, sous le nom de lobe orbitaire, la partie du manteau en rapport avec le toit de l'orbite.

Sur la face interne on distingue :

1° Une grande circonvolution contournant le hile cérébral en bas et en arrière, c'est-à-dire dans la région qui s'étend de l'extrémité antérieure de la fissure de l'hippocampe au splénium du corps calleux, c'est le *gyrus fornicatus*, appelé souvent incorrectement circonvolution de l'hippocampe ; tout autour du corps calleux est le *gyrus callosus*, qui doit, en somme, être considéré comme une partie du *gyrus fornicatus*. Celui-ci, envisagé dans son ensemble, ne serait autre chose, que le grand lobe limbique de Broca, que cet auteur considérait à tort comme faisant partie du rhinencéphale.

2° Au-dessus du *gyrus callosus*, le lobe pariéto-occipital qui comprend : A, entre le complexe (fissure) pariéto-occipital interne et l'extrémité postérieure du calloso-marginal, le lobe quadrilatère ou *precuneus* limité en bas par le sillon subpariétal ou précunéal ; B, entre l'extrémité postérieure du calloso-marginal et l'extrémité supérieure du précentral, le lobe parencentral, surface hémicirculaire dont l'extrémité supérieure du sillon de Rolando marque le centre ; C, en avant de l'extrémité supérieure du précentral et au-dessus du calloso-marginal, le lobe frontal interne.

3° Entre le complexe parieto-occipital interne et la rétrocalcarine est le *cuneus*.

On considère que le lobe temporal et le lobe occipital se prolongent sur la face mésiale, limités en haut et en arrière par la rétrocalcarine (lobe temporo-occipital) ; la partie située immédiatement au-dessous de la rétrocalcarine est le *gyrus lingualis*.

IV. — Le développement ontogénique du neopallium.

1. Non-Primates. — Dans cette étude sommaire et très incomplète du développement du neopallium chez les non-Primates, nous aurons surtout en vue les Carnassiers.

On sait d'ailleurs peu de choses en ce qui les concerne à

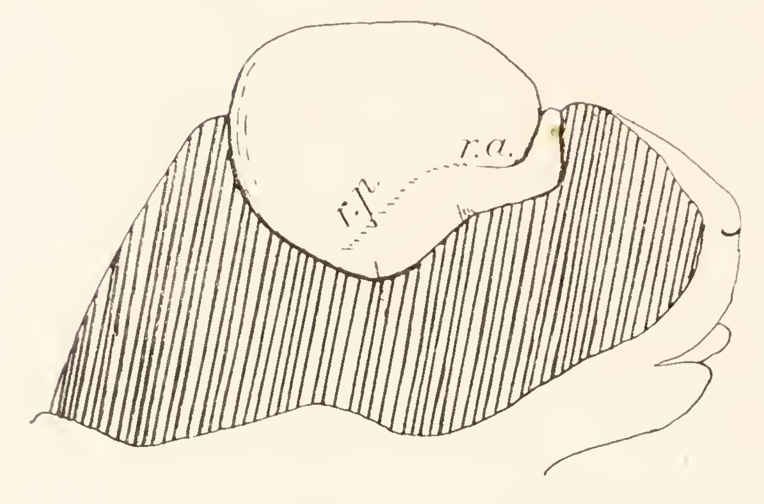


Fig. 157. — Fœtus de Chat domestique de 8 centimètres (n° 1924-292). Face externe droite du cerveau. — *r. a.*, rhinale antérieure; *r. p.*, rhinale postérieure. G. N. × 2.

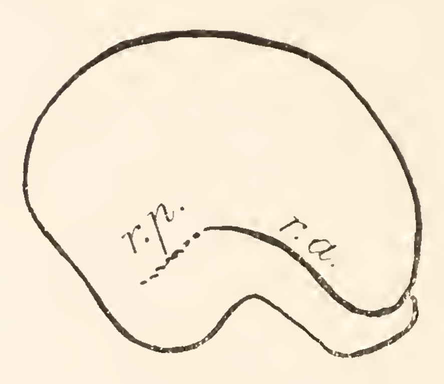


Fig. 158. — *Thalassarctos maritimus* Desm. ♀, à la naissance (n° 1917-8). Face externe droite du cerveau. — *r. a.*, rhinale antérieure; *r. p.*, rhinale postérieure. G. N. (D'après R. Anthony et F. Coupin.)

cet égard, comme aussi en ce qui concerne les autres groupes mammaliens; le fait qu'il est, en outre, le plus souvent impossible de connaître l'âge des embryons et des fœtus examinés empêche d'aboutir à des notions aussi précises qu'il pourrait être désirable.

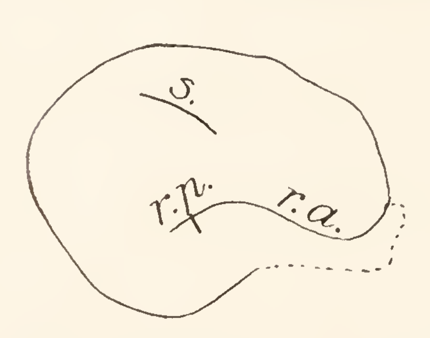


Fig. 159. — *Ursus thibetanus* Cuv. ♀ (n° 1896-89) à la naissance ou très peu après. Face externe droite du cerveau. — *r. a.*, rhinale antérieure; *r. p.*, rhinale postérieure; S., partie antérieure de la *suprasylvia*. (D'après R. Anthony et F. Coupin.) G. N.

Face externe. — Le premier sillon qui apparaît à la face externe du cerveau des Carnassiers, comme de tous les autres Mammifères semble-t-il, est, comme nous l'avons dit à propos du développement ontogénique du rhinencéphale, la scissure rhinale qui sépare ce dernier du neopallium. Les figures 157 et 158 montrent bien cette précocité de développement à la fois chez le Chat (embryon de 8 centimètres de long) et chez l'Ours à la naissance (1). Elles montrent aussi que le

(1) Le cerveau des Ours n'est pas, à la naissance, plus développé que celui d'un Canidé ou d'un Félidé au tiers de la gestation. Voir à ce sujet : R. Anthony et F. Coupin, Le cerveau de l'Ours nouveau-né (*Album Societatis Scientiarum*

développement de la scissure rhinale se fait d'abord par sa partie antérieure. Chez l'Ours, où le territoire central est, comme l'on sait, en partie operculisé à l'âge adulte, on constate déjà au-dessus de l'angle des rhinales une obscure dépression qui correspond à la partie qui deviendra profonde de ce territoire central.

La figure 159 montre, chez l'*Ursus thibetanus* Cuv. à la naissance, un stade de développement un peu plus avancé du neopallium : ici, aux rhinales, s'est ajouté un sillon qui semble ne pouvoir être que la *suprasylvia* ou, du moins, sa branche antérieure, *suprasylvia* proprement dite (1).

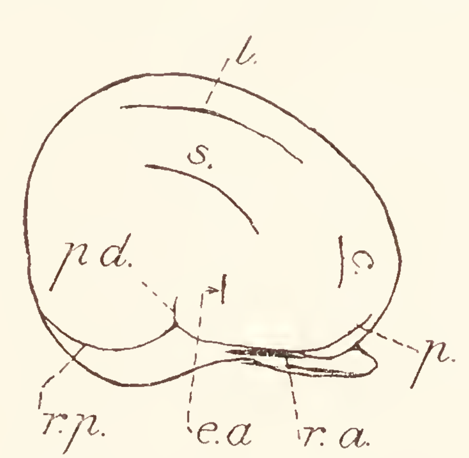


Fig. 160. — Fœtus de Chat domestique de 11 centimètres. Face externe droite du cerveau. (D'après P. Martin.) — *r. a.*, rhinale antérieure ; *r. p.*, rhinale postérieure ; S., partie antérieure de la *suprasylvia* ; *e. a.*, partie antérieure de l'*ectosylvia* ; *pd.*, *pseudosylvia* ; *p.*, *presylvia*. G. N. × 2.

Chez un embryon de Chat de 11 centimètres (P. Martin) (2), il existe, outre les rhinales, la *suprasylvia* (branche antérieure), la *presylvia*, la branche antérieure de l'*ectosylvia*, le coronal, le latéral et l'ébauche inférieure de la *pseudosylvia* (Voir fig. 160).

Sevcenkianae Ucraïnensium Leopoliensis ad solemnia sua decennalia quinta, 1873-1923, Leopoli A.-D., 1925), et Le cerveau de l'Ours à la naissance (*C. R. Acad. des Sc.*, 3 mars 1924).

(1) Je viens de constater encore tout récemment, sur un jeune Ours (hybride d'*Ursus americanus* Pallas ♂ et d'*Ursus arctos* L. ♀ ayant elle-même du sang d'*Ursus arctos* L.) qui avait vécu un jour, l'indication déjà nette de la branche antérieure de la *suprasylvia*.

(2) P. Martin, Zur Entwickelung der Gehirnfurchen bei Katze und Rind (*Arch. f. wiss. prakt. Tierheilk.*, Bd. XXI, 1895).

Voir aussi :

Morawski, Gehirnuntersuchungen bei Katzen und Hundefamilien mit Berücksichtigung des Geschlechts und der Entwickelung, cité par C. U. Ariens Kappert.

Voir sur le développement du cerveau des Ongulés :

J. Krueg, Ueber die Furchung der Grosshirnrinde der Ungulaten (*Zeitschr. für wissensch. Zoologie*, Bd. XXXI, 1878).

Chez un embryon de 12 centimètres (P. MARTIN) (1) de la même espèce, la branche postérieure de l'*ectosylvia* commence à apparaître. Au moment de la naissance, ce sillon est bien développé, et le coronal et le latéral ne font qu'un. Notons encore que l'étude embryologique du neopallium du Chien et du Chacal permet de constater que, chez eux, le coronal se développe avant le latéral (Voir fig. 161).

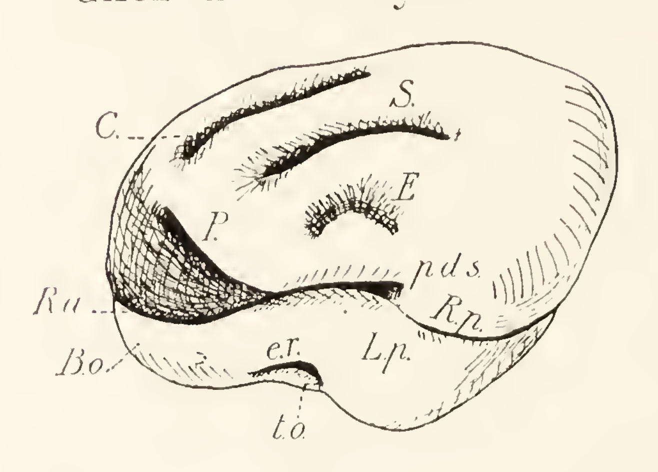


Fig. 161. — Chacal (*Canis aureus* L., n° 1913-85), peu avant la naissance. Face externe gauche du cerveau. — R. *a.*, rhinale antérieure ; R. *p.*, rhinale postérieure ; P., *presylvia* ; S., *suprasylvia* ; E., *ectosylvia* ; *pds.*, *pseudosylvia* ; C., coronal ; B. *o.*, bulbe olfactif ; *er.*, endorhinale ; *t. o.*, tubercule olfactif ; L. *p.*, lobe piriforme. G. N. 1 1/2.

Nous compléterons ces données sommaires en figurant (Voir fig. 162) un cerveau de Chat à la naissance (face externe) : il possède tous ses sillons fondamentaux, mais n'en possède point d'autres. Chez l'Ours, il en est de même, mais c'est à l'âge de vingt ou vingt-deux jours (2).

A partir de la naissance dans la plus part des espèces, de l'âge de vingt à vingt-deux jours chez l'Ours, la face externe du neopallium ne fait plus que se compliquer par l'adjonction de sillons d'importance secondaire.

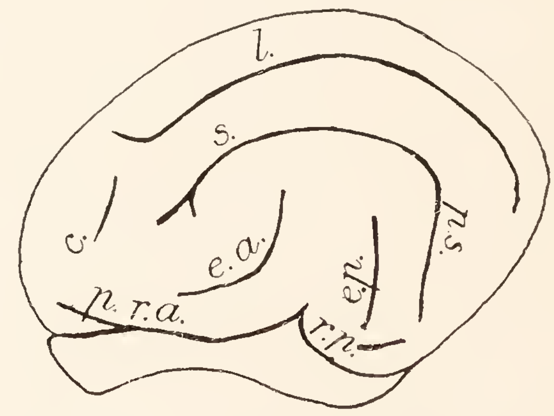


Fig. 162. — Chat domestique à la naissance (n° 1923-226 ♂). Face externe gauche du cerveau. — *p. s.*, *postsylvia* ; *e. p.*, branche postérienne de l'*ectosylvia*. Voir pour la signification des autres lettres la légende de la figure 160. G. N. × 2 1/4.

Face interne. — Si nous considérons par sa face interne ou

(1) P. MARTIN, *loc. cit.*

(2) Voir R. ANTHONY et J. BOTEZ, Le développement du cerveau de l'Ours (*Journ. of Anatomy*, 1925).

mésiale le télencéphale du fœtus de Chat domestique (8 centi-

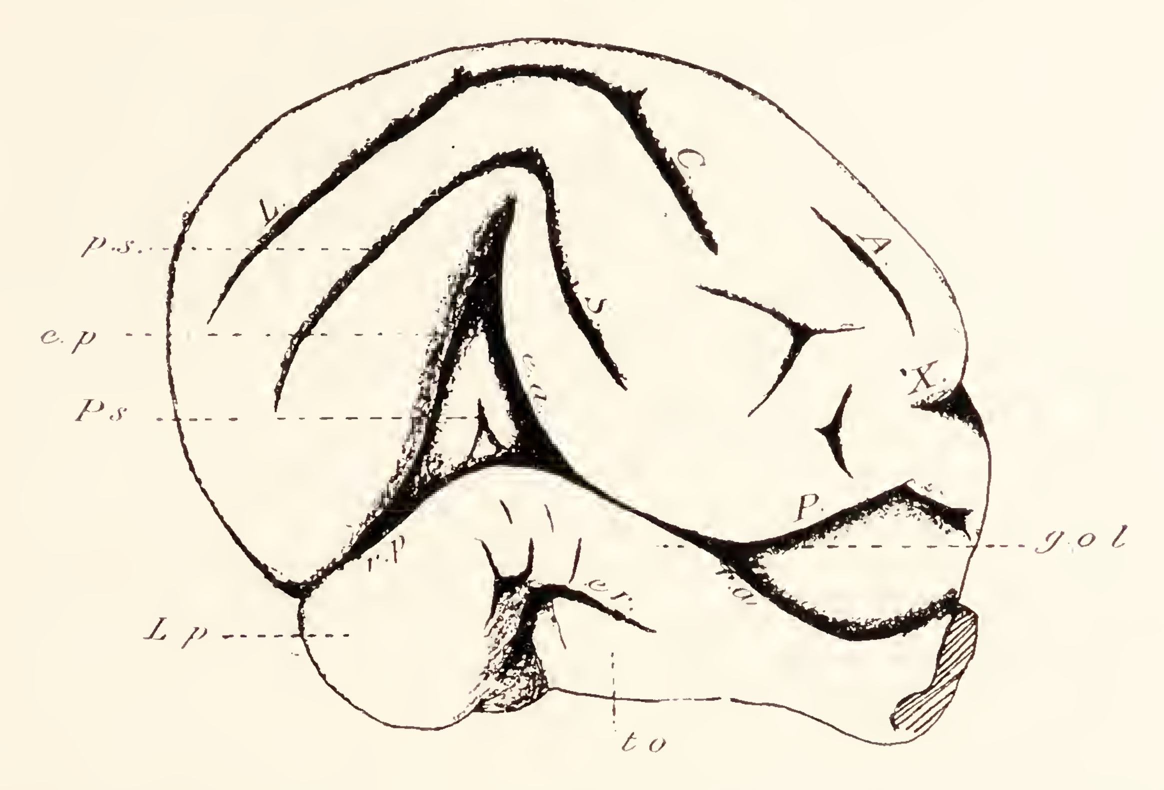


Fig. 163. — *Ursus arctos* L. ♂ (nº 1921-5), 22 jours après la naissance. Face externe droite du cerveau. — ×., crucial ; A., *ansatus* ; *Ps.*, *pseudosylvia* ; *g. o. l.*, *gyrus olfactorius lateralis* ; L. *p.*, lobe piriforme ; *t. o.*, tubercule olfactif ; *er.*, endorhinale. Voir pour la signification des autres lettres les légendes des figures précédentes ; on voit aussi le début d'operculisation du *gyrus arcuatus* nº 1. G. N. × 2. (D'après R. Anthony et J. Botez.)

mètres) que nous avons représenté figure 157 vu par sa face externe, nous voyons que la fissure hippocampienne est fortement accusée, aussi bien dans la région rétrocalleuse que dans la région supracalleuse, le rhinencéphale limbique présentant à ce stade, dans cette région, une appréciable largeur. Nous voyons aussi qu'en plein neopallium, et à peu près au-dessus du sinus, hippocampien existe un sillon déjà assez net. Ce sillon est une ébauche de l'intercalaire, par conséquent de la partie moyenne du splénial. La rhinale postérieure, encore peu développée, comme nous

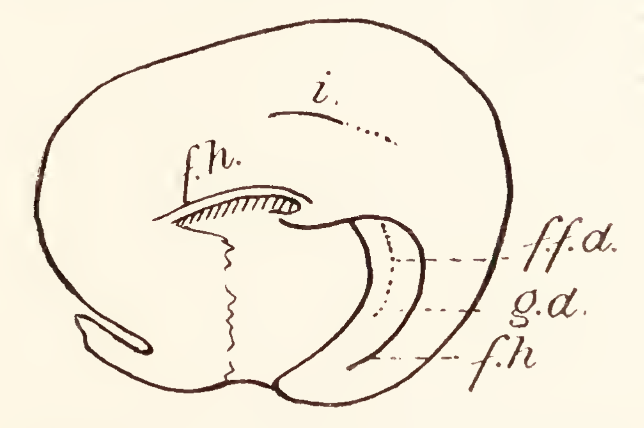


Fig. 164. — Fœtus de Chat domestique de 8 centimètres (nº 1924-292). Face mésiale droite du cerveau. — *f. h.*, *fissura hippocampi* ; *f. f. d.*, *fissura fimbrio-dentata* ; *i.*, intercalaire ; *g. d.*, *gyrus dentatus*. G. N. × 2.

l'avons vu à propos de la face externe, ne paraît pas sur la face interne (Voir fig. 164).

Le cerveau du *Thalassarctos maritimus* Desm. nouveau-né, très comparable à celui du Chat de 8 centimètres quant à son état de développement, présente aussi une fissure hippocampienne bien développée; mais on remarquera que, dans la région supracalleuse, le rhinencéphale limbique étant, sauf tout à fait en arrière, beaucoup plus étroit, cette fissure n'est pas discernable. De plus, la partie du splénial qui est ici développée est, non pas l'intercalaire, mais la calcarine. Au dessous, on aperçoit une dépression du bord postérieur qui répond à la partie extrême non encore indiquée de la rhinale postérieure (Voir fig. 165) (1).

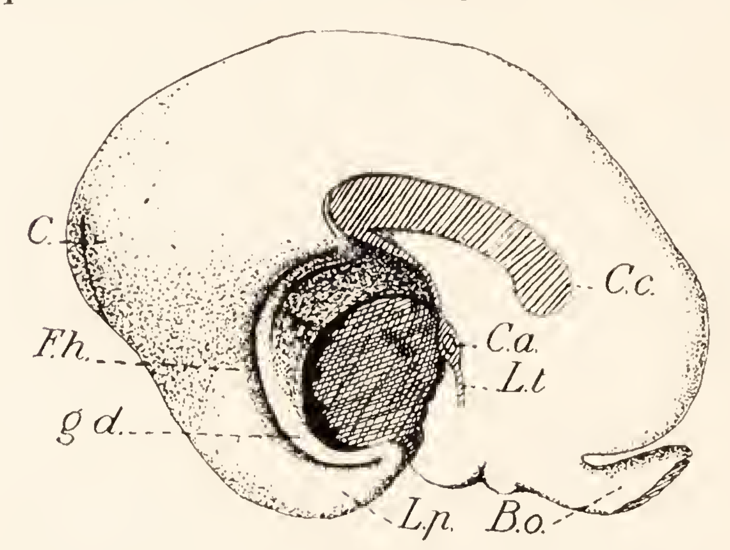


Fig. 165. — *Thalassarctos maritimus* Desm. ♂, à la naissance (n° 1917-7). Face mésiale gauche du cerveau. — C. *c.*, corps calleux ; *c. a.*, commissure ; antérieur L. *t.*, *lamina terminalis* ; B. *o.*, bulbe olfactif ; L. *p.*, lobe piriforme ; *g. d.*, *gyrus dentatus*; F. *h.*, *fissura hippocampi* ; F., *fornix* ; C., calcarine. G. N. × 2. (D'après R. Anthony et F. Coupin.)

Un *Ursus arctos* L., mâle âgé de vingt jours (2), présente un splénial beaucoup plus accusé que les types précédents. On voit, de plus, sur ce cerveau, la rhinale postérieure passer sur la face interne. Au-dessous d'elle et en arrière de la fissure hippocampienne, on distingue aussi quelques petits sillons transversaux (Voir fig. 166).

Chez le Chat nouveau-né enfin (n° 1923-226 ♂), très comparable à l'Ours précité, le neopallium présente également sur sa face interne tous ses sillons fondamentaux.

(1) R. Anthony et F. Coupin, *loc. cit.*
(2) R. Anthony et J. Botez, *loc. cit.*

Il ressort de cet exposé que, chez les Carnassiers, et il

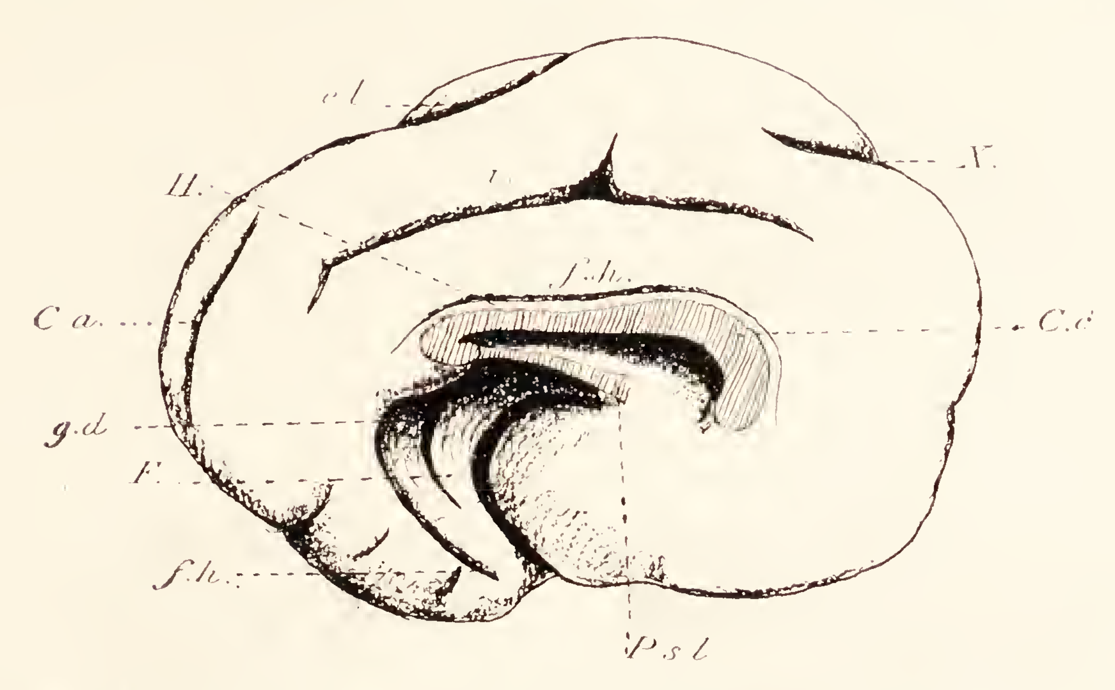


Fig. 166. — *Ursus arctos* L. ♂ (n° 1921-4). Vingt jours après la naissance. Face mésiale gauche du cerveau. — *f. h.*, fissure de l'hippocampe ; H., hippocampe ; *g. d.*, *gyrus dentatus* ; F., *fornix* ; *Ca.*, calcarine ; *i.*, intercalaire ; *el.*, ectolatéral; X, crucial; C. *c.*, corps calleux ; P*sl.*, *psalterium*. G. N. × 2. (D'après R. Anthony et J. Botez.)

semble bien qu'il en soit de même partout, l'ordre de développement ontogénique des sillons est le même que celui suivant lequel ils apparaissent à mesure que la gyrencéphalie augmente.

Notons aussi que l'état de développement du neopallium est, suivant les types, très différent au moment de la naissance. Le neopallium des Ongulés, Cétacés (et Primates, ainsi que nous le verrons) nouveau-nés est à peu près aussi plissé qu'un neopallium d'adulte. Celui des Carnassiers ne présente, au contraire, que ses plissements fon-

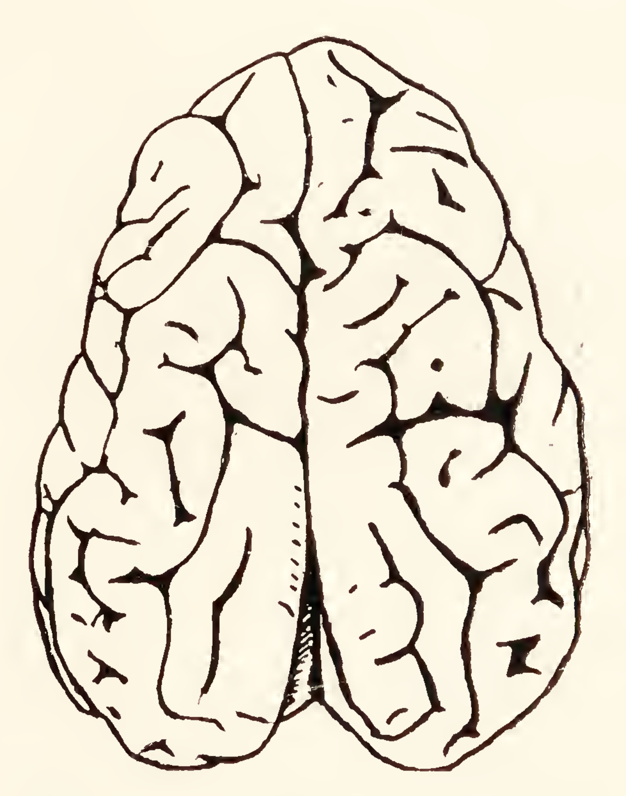


Fig. 167. — *Norma verticalis* d'un télencéphale de Ruminant (*Cervulus muntjac* Zimm. ♂, n° 1924-303), à la naissance. Le cerveau est quant à sa complication semblable à un cerveau d'adulte. G. N.

damentaux (Voir fig. 167 et 168). Chez l'Ours même, il n'est à peu près qu'en l'état où se trouve celui des autres Car-

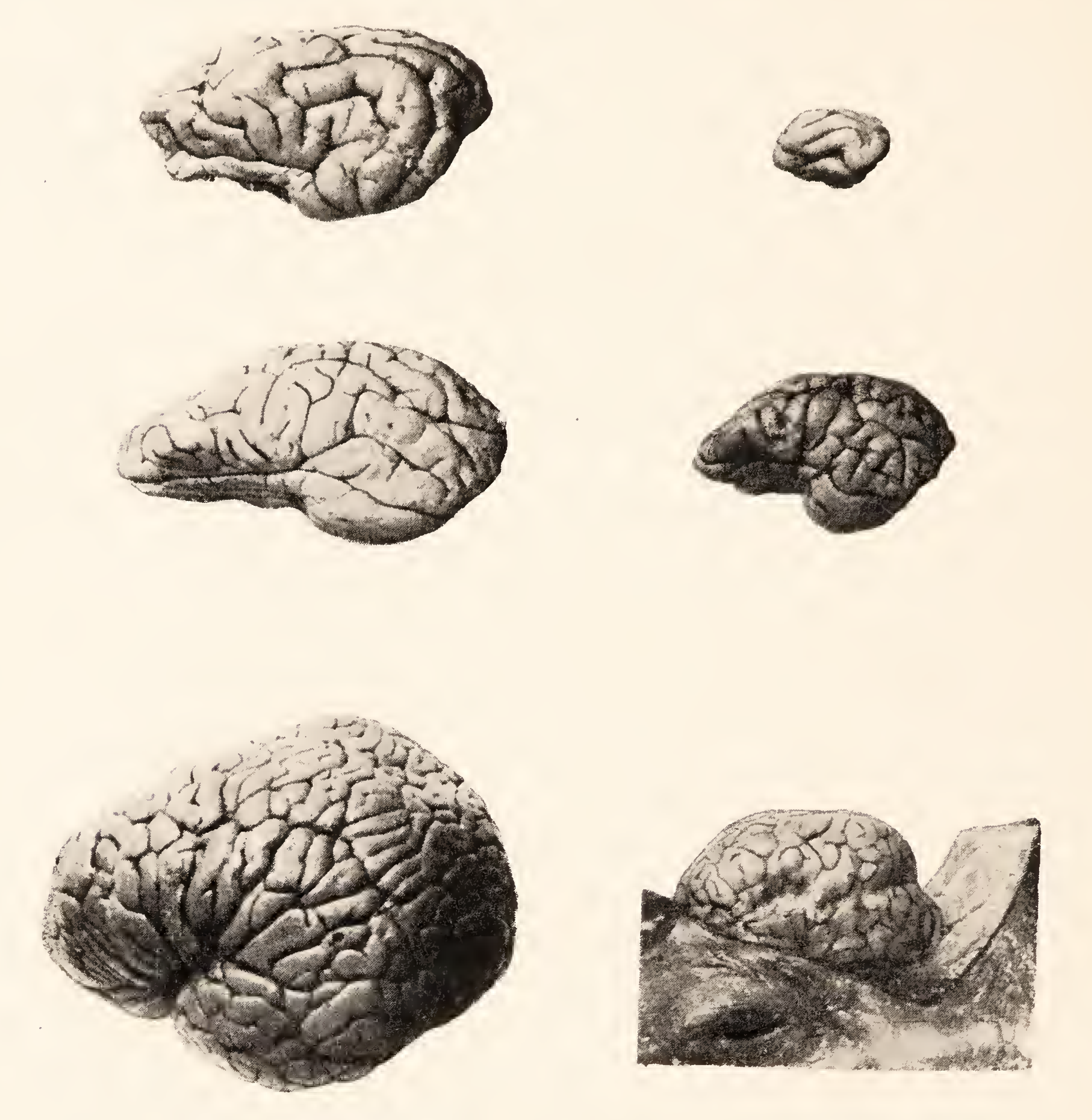


Fig. 168. — Le cerveau du nouveau-né (à droite) comparé à celui de l'adulte (à gauche) : en haut, chez un Carnassier (Chien domestique, nos 1925-177 ♀ et 1924-290), 1/2 de G. N. ; au milieu, chez un Ongulé (*Cervulus muntjac* Zimm, nos 1924-403 ♂ et 1924-303 ♂), 1/2 de G. N. ; en bas chez un Cétacé (*Delphinus delphis* L., nos 1912-211 ♀ et 1925-148 ♂), 1/3 de G. N. Pour le Cétacé, au lieu d'être nouveau-né, le spécimen photographié (cerveau encore en place) est seulement près du terme ; ceci donne d'ailleurs à la figuration une plus grande valeur démonstrative. Le cerveau de l'Ongulé et celui du Cétacé à la naissance sont semblables, au point de vue de la complication néopalléale, à des cerveaux d'adultes. Le cerveau du Carnassier nouveau-né ne possède au contraire que ses plissements fondamentaux.

nassiers au tiers de la gestation (Voir fig. 158 et 165).

Et ceci confirme cette opinion que la naissance n'est, en

somme, qu'un accident au cours de la vie ; elle n'influe nullement sur l'état de développement du cerveau. Ce à quoi obéit ce dernier, c'est surtout la masse du corps (Voir chapitre I, la question du poids de l'encéphale).

2. Primates. — Dans cette étude du développement du neopallium chez les Primates, nous examinerons d'abord ce qui se passe chez l'Homme, qui est de beaucoup le mieux connu à cet égard, non seulement de tous les Primates, mais même de tous les Mammifères. Nous utiliserons ensuite le peu que nous savons encore du développement du neopallium chez les autres représentants de l'ordre.

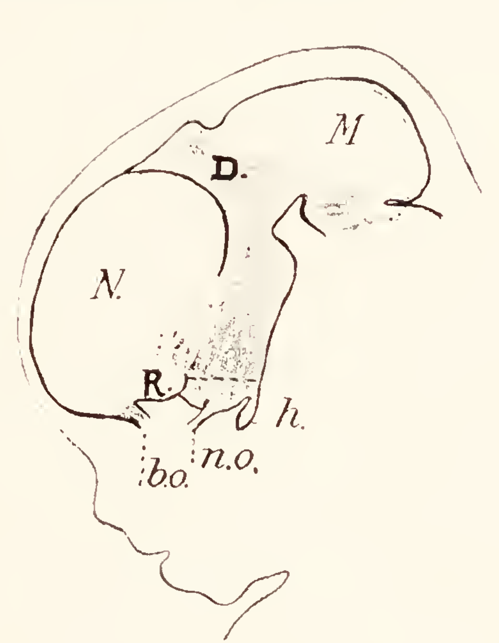


Fig. 169. — La face externe du télencéphale chez un embryon humain de sept semaines (hémisphère gauche). — [N., *neopallium* ; D., diencéphale ; M., mésencéphale ; R., rhinencéphale ; *b. o.*, bulbe olfactif ; *n. o.* ; nerf optique ; *h.*, hypophyse. (Imité de W. His.)

Le développement du neopallium chez l'Homme a surtout été étudié par Kölliker, Mihalkovicz, Giacomini, Cunningham, Reubold et G. Retzius.

Ce que nous en savons chez les autres Primates, et c'est extrêmement peu de choses, est dû aux recherches de Pansch, Deniker, G. Elliot-Smith, surtout R. Anthony, et, enfin, F. Coupin.

Face externe. — Jusqu'à la fin du deuxième mois de la vie intra-utérine, le télencéphale est, chez l'Homme, lisse sur sa face externe (Voir fig. 169).

Après le deuxième mois, toute la partie du neopallium qui se trouve située au-dessus des noyaux gris de la base en cours de développement déborde le cortex qui correspond

à ces derniers, de sorte qu'il existe une sorte de fosse sylvienne comparable, mais non assimilable, à celle que nous verrons exister plus tard, et, correspondant, d'une part, au rhinencéphale, que divise en deux parties la *fissura prima*, et, d'autre part, à une aire néopalléale. Neopallium et rhinencéphale ne présentent d'ailleurs à ce moment aucune limite extérieurement visible ; la rhinale n'existe pas.

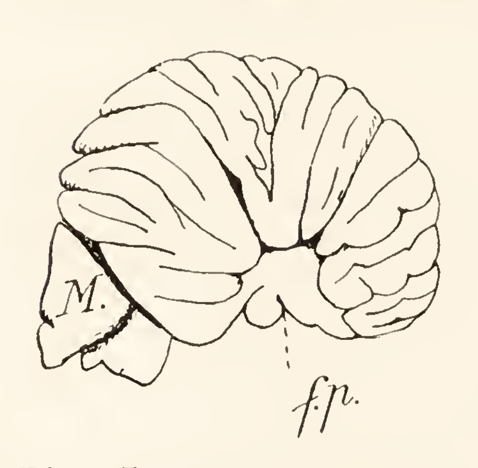


Fig. 170. — Face externe du télencéphale chez un embryon humain d'environ trois mois. (D'après DEJERINE.) Hémisphère droit. — M., mésencéphale ; *f. p.*, *fissura prima*. G. N. × 1 1/2.

A cette même époque, le neopallium se couvre, dans sa partie périphérique, c'est-à-dire dans la partie qui entoure la pseudo-fosse sylvienne, de nombreux sillons radiaires vus pour la première fois par GIACOMINI et qui ne sont que transitoires. Beaucoup d'auteurs nient l'existence de ces sillons transitoires, les considérant comme des artifices et des accidents de préparation ; mais DEJERINE affirme en avoir constaté la présence chez un embryon humain de trois mois encore vivant (1) (Voir fig. 170).

Vers la fin du troisième mois, la pseudo-fosse sylvienne s'efface quelque peu et les sillons radiaires disparaissent, le cerveau redevenant lisse comme au début.

C'est à la fin du troisième mois (Voir fig. 171) qu'apparaît la première scissure définitive de la face externe, qui est la rhinale, comme chez les non-Primates. On constate aussi que, comme chez les non-Primates, la rhinale se développe en avant, avant de se développer en arrière. Au-dessus d'elle, existe une dépression répondant à la partie du territoire central qui sera operculisée plus tard; c'est

(1) DÉJERINE, *Anatomie des centres nerveux*, Paris, Rueff, 1895, p. 106.

exactement ce que nous avons constaté chez l'Ours à la naissance. De même encore que chez les non-Primates, le premier sillon qui apparaît chez l'Homme après les rhinales est la *suprasylvia*, dont le segment antérieur (partie moyenne et postérieure du circulaire supérieur de Reil) semble en général apparaître le premier. Au surplus, peu de temps après, on en voit apparaître le segment moyen (sillon temporo-pariétal 1). Presque en même temps aussi, débute la *presylvia* (circulaire antérieur de Reil, et, se creuse, entre celle-ci et l'extrémité antérieure de la *suprasylvia*, le *transversus gyri reunientis*. Ces sillons circonscrivent une véritable fosse limitée de toutes parts, qui est la fosse sylvienne (Voir fig. 172).



Fig. 171. — Face externe du télencéphale chez un embryon humain de la fin du troisième mois (hémisphère droit). — *r. a.*, rhinale antérieure. On devine déjà le début de la partie antérieure de la *suprasylvia* (avec le *transversus gyri reunientis*). (D'après W. His.) G. N. × 1 1/2.

C'est à cet état de développement que se trouve le neopallium sur la face externe, dans la première moitié du cinquième mois (Cunningham). Il est complètement lisse, à part qu'il présente la fosse sylvienne limitée comme je l'ai dit. Mais bientôt, en arrière et en bas, sa limite devient imprécise : en effet, la partie moyenne des rhinales s'efface peu à peu ; de plus, on peut observer que la dépression sylvienne se poursuit progressivement en arrière au delà du sillon temporo-pariétal 1, intéressant une région dépendant du territoire périphérique, dont la limite postérieure est mal marquée et qui

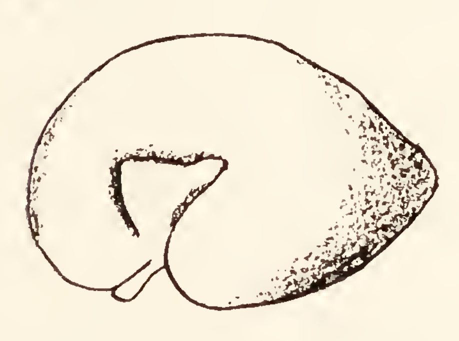


Fig. 172. — Face externe du télencéphale (hémisphère gauche) d'un fœtus humain au début du cinquième mois, pour montrer la fosse sylvienne et ses limites. (D'après G. Retzius). 3/5 de G.N.

est destinée à s'operculiser plus tard (plis temporo-pariétaux profonds).

Le fond de la fosse sylvienne est déjà, à cette époque, divisé en ses deux plans d'orientation différente par un sillon, ébauche de la *pseudosylvia* (circulaire postérieur de Reil). La partie du manteau située en avant de ce sillon est l'*insula*; celle située en arrière est les *gyri* de Heschl se prolongeant postérieurement par les plis temporo-pariétaux profonds. A ce moment, aussi bien l'*insula* que les *gyri* de Heschl, forment une surface lisse.



Fig. 173. — Face externe du télencéphale (hémisphère droit) d'un fœtus humain au cinquième mois. (D'après G. Retzius.) — R., sillon de Rolando. 3/5 de grandeur naturelle.

C'est vers la fin du cinquième mois que paraît le premier sillon du territoire exposé, lisse jusqu'alors (Voir fig. 173). Ce premier sillon est le sillon de Rolando, qui n'est pourtant pas, comme on l'a vu, un plissement fondamental, mais simplement un sillon lié à la forme subsphérique du télencéphale ; c'est sans doute en raison de cette forme subsphérique précocement établie qu'on le voit chez l'Homme apparaître si tôt. Suivant certains auteurs, il se creuserait de haut en bas, mais, d'après Cunningham, il se développerait en deux segments, un inférieur très long

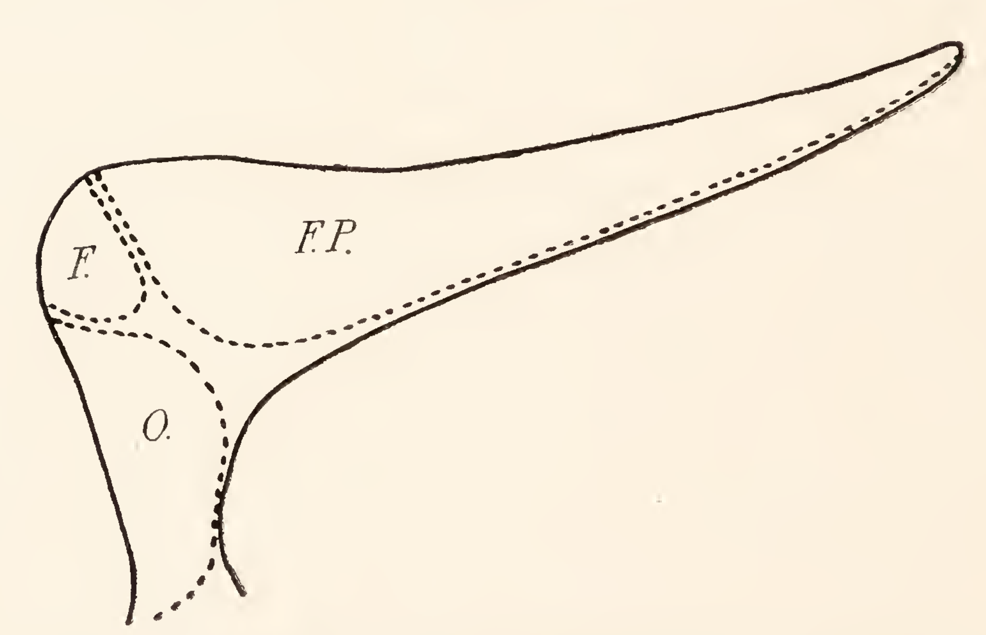


Fig. 174. — Schéma de la fermeture de la fosse sylvienne chez l'Homme (côté gauche). — F. P., opercule fronto-pariétal ; F., opercule frontal ; O., opercule orbitaire.

d'apparition plus précoce, un supérieur très court d'apparition plus tardive.

Se développent ensuite graduellement : le précentral (cinquième mois, CUNNINGHAM) qui débute par une ébauche inférieure, l'intrapariétal, le post-central, l'occipital transverse, et, enfin, le parallèle (partie extrême de la *postsylvia*), limitant en bas la portion du territoire central qui demeure toujours exposée. Tous ces sillons sont indiqués au sixième mois.

C'est aussi vers le sixième mois que la fosse sylvienne commence à se fermer. Elle se ferme par la descente au devant d'elle de trois rideaux, si l'on peut dire, qui deviendront respectivement l'opercule fronto-pariétal, l'opercule frontal ou cap de Broca, l'opercule orbitaire (1). En raison de l'individualité de ces opercules, se constituent ce que l'on appelle les branches antérieure et postérieure de la scissure de Sylvius. Parfois, l'opercule frontal ne se forme pas, et ce processus correspond à ce que nous avons appelé l'operculisation en Λ par opposition à l'operculisation plus fréquente, en H qui seule implique la présence d'un opercule frontal (Voir fig. 174) (Voir p. 246 à 250).

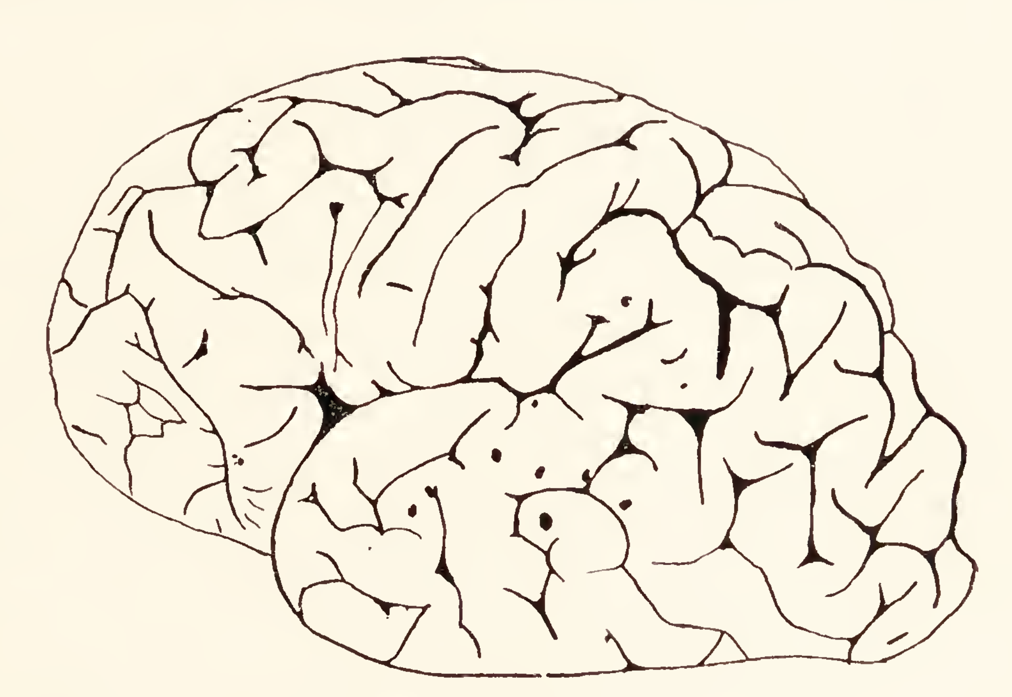


Fig. 175. — Face externe gauche de l'encéphale d'un fœtus humain à terme (53 centimètres de longueur). (D'après G. RETZIUS.) 3/5 de grandeur naturelle environ.

(1) L'opercule temporal décrit par les auteurs n'existe pas. C'est seulement les lèvres supérieure et antérieure de la fosse sylvienne qui se développent et s'étendent au-devant de l'*insula* (Voir pour l'interprétation des opercules p. 250 à 253).

Les sillons de l'*insula* n'apparaissent que vers le septième mois (REUBOLD), ou vers le neuvième mois (MIHALKOVICZ).

A la naissance, le cerveau présente à peu près l'aspect qu'il aura chez l'adulte (Voir fig. 175).

Le fœtus de Singe le plus jeune qui soit connu est un fœtus de *Cebus* sp. (n° 1900-402) (1). Il correspond à peu près à un fœtus humain de cinq mois : la fosse sylvienne est creusée ; on voit très nettement (sauf tout à fait en avant) le circulaire supérieur de Reil et le temporo-pariétal 1 ; la partie antérieure de la rhinale est encore visible ; mais on ne distingue rien qui corresponde à la *presylvia*. En raison de l'absence du *transversus gyri reunientis*, le territoire central communique largement en avant avec le territoire périphérique. L'absence de *presylvia* à ce stade ne doit d'ailleurs pas étonner : on sait que, chez les Singes inférieurs, ce sillon est toujours mal défini, semblant confondu avec la branche externe de l'orbitaire (Voir fig. 176).



Fig. 176. — Face externe droite d'un télencéphale de *Cebus* sp. ? (n° 1900-402) (fœtus correspondant à peu près à un fœtus humain de cinq mois). — O., bulbe olfactif ; *r.*, rhinale ; S., *suprasylvia*. G. N. × 3.

Nous sommes ensuite conduits à un fœtus de Macaque (hybride de *Macacus rhesus* Audeb. ♀ et de *Macacus cynomolgus* L. ♂, n° 1901-420) (Voir fig. 177) (2), qui présente une fosse sylvienne bien développée avec sillon limite supérieur constitué d'avant en arrière par le *transversus gyri*

(1) R. ANTHONY, La morphologie du cerveau chez les Singes et chez l'Homme (*Revue anthropologique*, juillet-août 1917, fig. 30).

(2) R. ANTHONY, Étude d'un cerveau de fœtus de Macaque (*C. R. de l'Assoc. franç. pour l'Avancement des Sciences*, 1920).

reunientis (*pars posterior*), la partie antérieure de la *suprasylvia* (ces deux sillons formant le circulaire supérieur de Reil). La courte portion directe de la partie postérieure de la *suprasylvia* et le premier tronçon, de la portion réfléchie de cette même partie postérieure (sillon temporo-pariétal 1) existent également. La fosse sylvienne contient une *pseudosylvia* (circulaire postérieur de Reil) bien accusée. Sa limite antérieure est peut-être une ébauche de *brevis anterior,* sans qu'on puisse rien affirmer à cet égard. La *presylvia*, confondue, comme l'on sait, et comme nous venons de le rappeler, chez les Singes cynomorphes avec la branche externe de l'orbitaire, n'est pas encore visible. La rhinale antérieure est encore marquée au voisinage de l'angle de coudure. Outre la fosse sylvienne, la face externe présente une ébauche de parallèle. Le parallèle serait donc chez les Singes, au moins les Singes inférieurs, et une observation ancienne de Pansch (1) chez le *Cebus* vient confirmer mon observation, le premier plissement qui apparaisse sur la face externe après la fosse sylvienne. Ceci ne doit pas nous étonner, puisque le parallèle n'est autre chose que l'extrémité de la *postsylvia*. L'Homme seul, avec, comme nous le verrons (Voir p. 286), les Anthropoïdes, fait exception

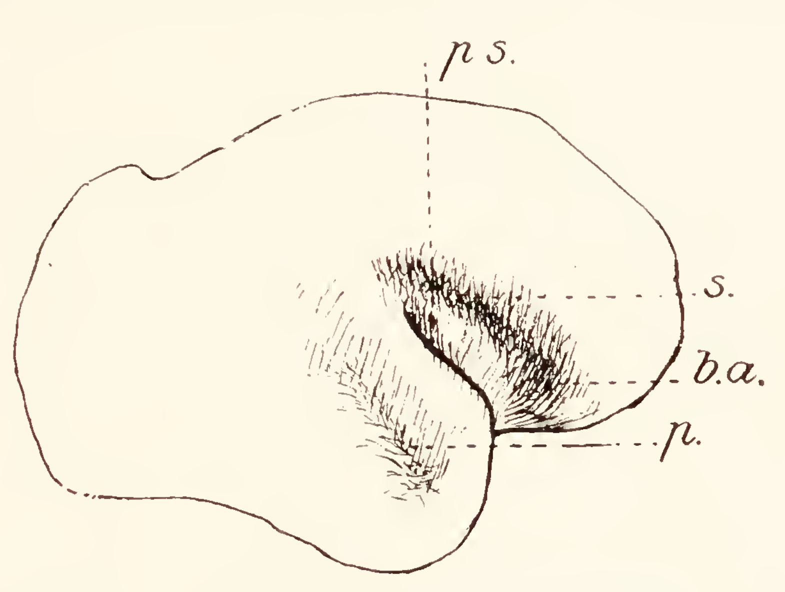


Fig. 177. — Face externe de l'hémisphère droit d'un fœtus de Macaque, hybride de *Macacus rhesus* Audeb. ♀ et de *Macacus cynomolgus* L. ♂ (n° 1901-402). — S., *suprasylvia* ; *ps.*, *pseudosylvia* ; *b. a.*, *brevis anterior* ; *p.*, parallèle. G. N. × 2.

(1) *Archiv. f. Anthropologie*, 1868.

à cet égard : chez eux, en effet, le premier sillon qui apparaisse après le creusement de la fosse sylvienne est le Rolando. Cette particularité des Singes cynomorphes par rapport aux Anthropoïdes et à l'Homme doit être rapprochée du fait que le télencéphale a chez eux, au cours de la vie fœtale, une forme allongée et aplatie ; dans un tel cerveau, le parallèle qui est un sillon longitudinal doit avoir une tendance à se développer de meilleure heure que les sillons radiaires liés à la forme subsphérique (F. Coupin) (1).



Fig. 178. — Face externe gauche d'un cerveau de fœtus de Semnopithèque (n° 1902-796). (D'après F. Coupin). — F. S., fosse sylvienne ; *p.*, parallèle ; *c.*, coronal ; *l.*, latéral. G. N. × 2.

F. Coupin (2) a récemment étudié un cerveau de fœtus de Semnopithèque un peu plus âgé que le fœtus de Macaque ci-dessus décrit. On remarque sur ce cerveau un début de fermeture de la fosse sylvienne ; le *transversus gyri reunientis* ainsi que le *brevis anterior* sont indiqués ; le circulaire postérieur de Reil (*pseudosylvia*) serait bien marqué, mais les *gyri* de Heschl indifférenciés des plis temporo-pariétaux profonds. Le territoire exposé présente un parallèle déjà assez fortement marqué, des ébauches de rostral (coronal) et d'intrapariétal (latéral), une très légère ébauche enfin de Rolando. D'après la profondeur constatée de ces sillons, on peut inférer leur ordre d'apparition ; cet ordre serait le suivant : fosse syl-

(1) F. Coupin, Note sur un cerveau de fœtus de Semnopithèque aux deux tiers de la gestation (*C. R. Assoc. franç. pour l'Avancement des Sciences*, Grenoble, 1925).

(2) F. Coupin, *loc. cit.*

vienne, parallèle, coronal et latéral, enfin Rolando. En ce qui concerne le moment d'apparition du parallèle et du Rolando, l'observation de F. Coupin, chez le Semnopithèque, confirme donc celle de Pansch chez le *Cebus* et celle de R. Anthony chez le Macaque (Voir fig. 177 et 178).

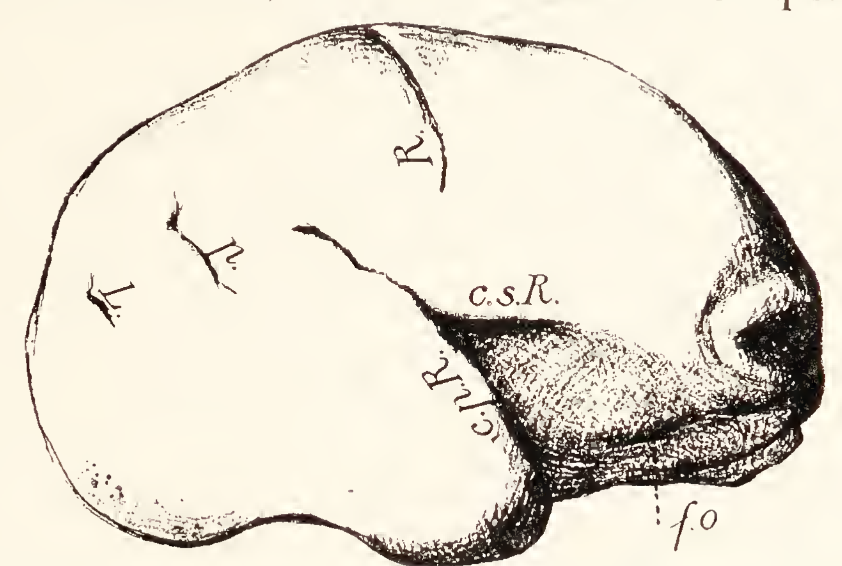


Fig. 179. — Face externe (hémisphère droit) du cerveau de fœtus de Gorille, décrit par Deniker. — R., Rolando ; *c. s.* R., circulaire supérieur de Reil ; *c. p.* R., circulaire postérieur de Reil ; *p.*, parallèle (portion toute postérieure) ; L., *lunatus* ; *f. o.*, fronto-orbitaire.

Si l'on fait abstraction des études partielles de Zuckerkandl (1) et de Hulshoff Pol (2), c'est à peu près à ce que nous venons de dire que se réduit ce que l'on sait du développement du neopallium chez les Singes dits inférieurs.

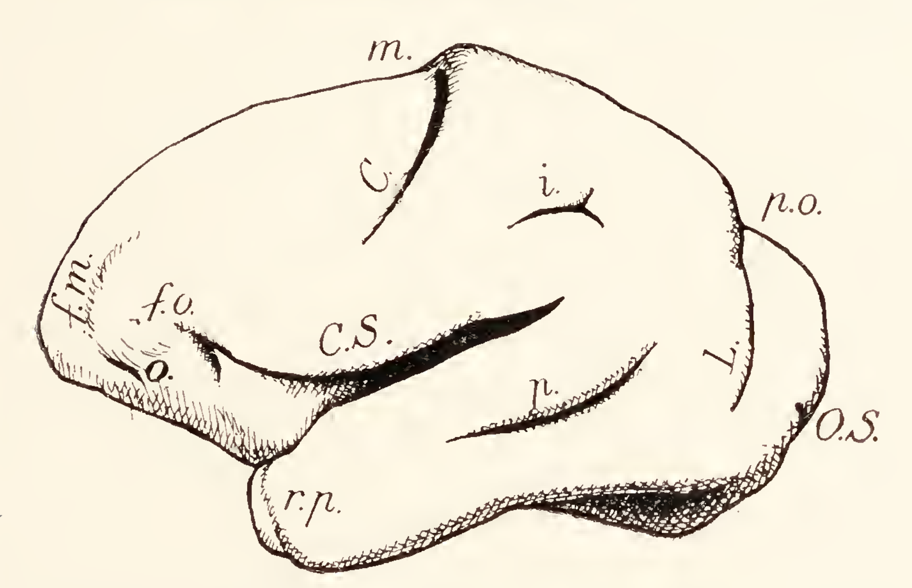


Fig. 180. — Face externe de l'hémisphère gauche du fœtus de Gorille ♂ (n° 1912-489). — C. S., complexe sylvien ; C., central ; *f. o.*, fronto-orbitaire ; *i.*, intrapariétal ; O., orbitaire ; *p.*, parallèle ; *p. o.*, pariéto-occipital ; L., *lunatus* ; O. S., occipital supérieur ; *r. p.*, rhinale postérieure ; *f. m.*, frontal moyen. G. N.

Le plus jeune cerveau d'Anthropoïde connu est celui d'un fœtus de Gorille correspondant à un fœtus humain de cinq à six mois et qui fut étudié par Deniker (3) (Voir fig. 179).

(1) *Sitz. d. Kaiserl. Akad. der Wissenschaften*, 1908.

(2) *Köninglijke Akad. van. Wetenschappen te Amsterdam*, 1916 et 1917.

(3) J. Deniker, Recherches anatomiques et embryologiques sur les Singes Anthropoïdes (*Arch. de Zool. expérim. et générale*, 1885).

Chez ce fœtus, il existait une fosse sylvienne encore largement ouverte en avant du fait de l'absence de tout *transversus gyri reunientis*; il semble avoir existé aussi une *presylvia* (fronto-orbitaire) ; notons en passant qu'en ce qui concerne la fosse sylvienne le cerveau du fœtus de Gorille de DENIKER était dans un état de développement moins avancé que celui du fœtus de Macaque précité, alors qu'à tous les autres points de vue il l'était certainement plus. Il existait en outre une ébauche de la partie toute postérieure du parallèle, un Rolando déjà bien développé et une ébauche supérieure de *lunatus*. Par la présence d'un Rolando bien développé, alors que le parallèle n'est encore représenté que par son extrémité postérieure laquelle n'a rien à voir avec la *postsylvia*, le Gorille se rapprocherait de l'Homme pour s'écarter des Singes cynomorphes. Ceci ne doit point nous étonner, puisque l'on sait que les Anthropoïdes ont, comme l'Homme, à l'état fœtal, un télencéphale subsphérique, qui prend seulement par la suite une forme allongée et surbaissée (F. COUPIN) (Voir p. 106 et 107 et fig. 32).

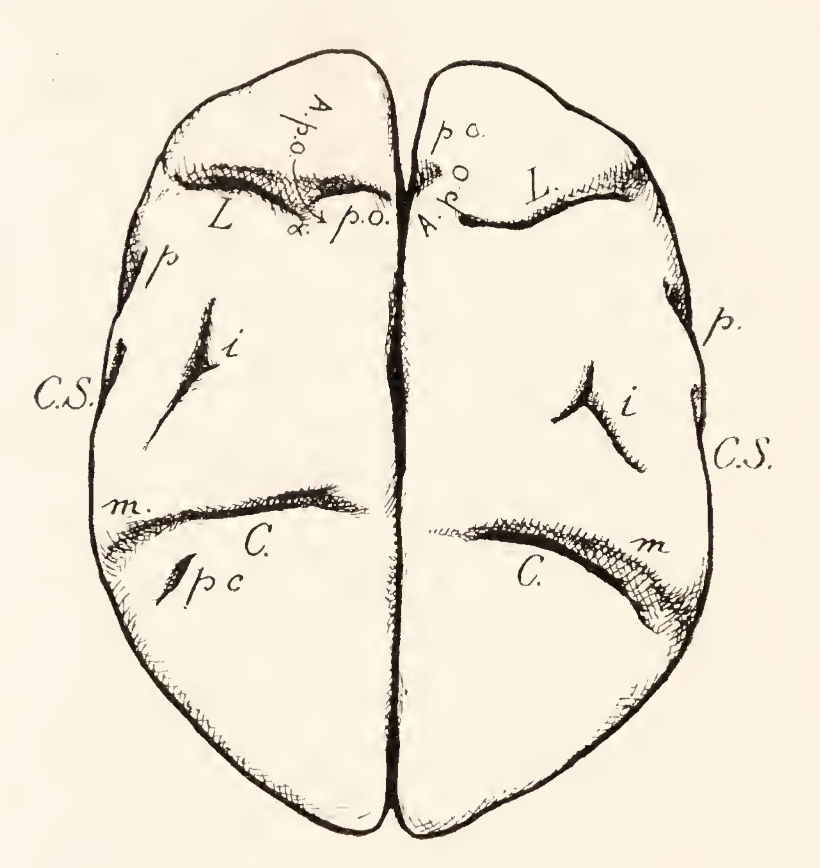


Fig. 181. — *Norma verticalis* du cerveau chez le fœtus de Gorille ♂ (n° 1912-489). — C. S., complexe sylvien ; *p.*, parallèle ; *i.*, intrapariétal ; C., central ; L., *lunatus*; *p. o.*, pariéto-occipital ; A. *p. o.*, *arcus parieto-occipitalis*; *m.*, dépression *post mortem*. G. N.

Le cerveau auquel on est amené ensuite est un autre cerveau de fœtus de Gorille correspondant à un fœtus hu-

main de six à sept mois (Voir fig. 180 et 181) (1).

Chez ce fœtus, la fosse sylvienne est à un état de développement plus avancé que chez le précédent : une *presylvia* (fronto-orbitaire) existe des deux côtés ; de plus, du côté gauche, il existe un *transversus gyri reunientis anterior* caractéristique de l'Homme, mais qui, normalement, n'existe pas chez les Anthropoïdes ; ceci indique qu'à l'âge adulte notre Gorille eût présenté un début d'operculisation soit en Λ, soit peut-être même en H de l'insula antérieure de Marchand.

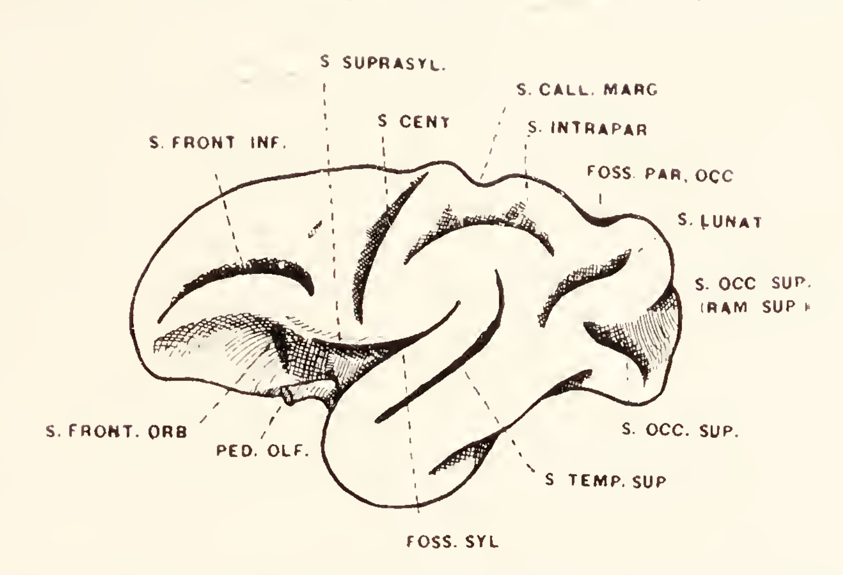


Fig. 182. — Face externe gauche du neopallium du fœtus d'*Hylobates Mulleri* Martin figuré par G. Elliot Smith.

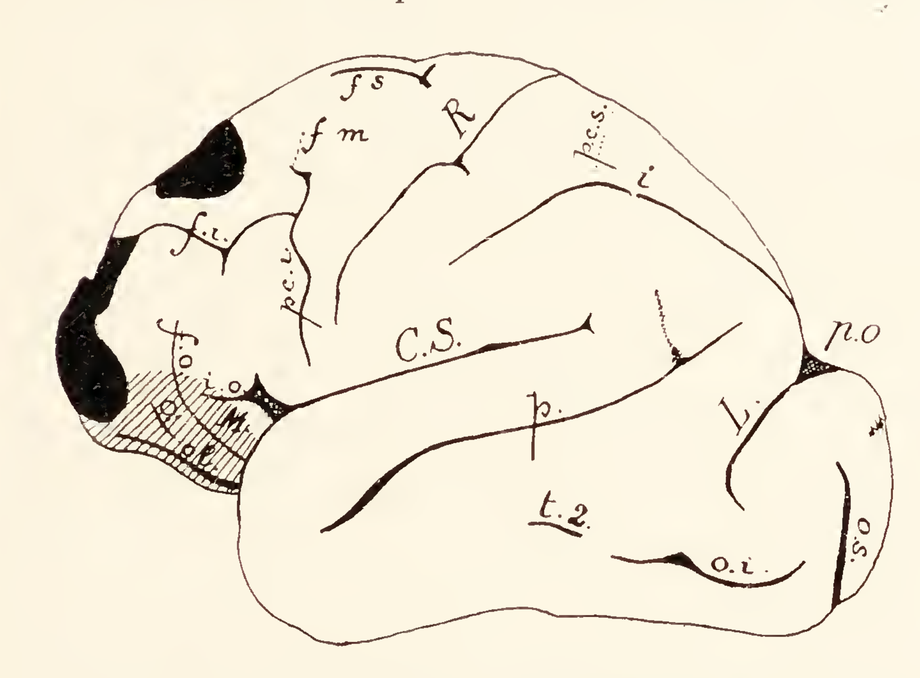


Fig. 183. — Face externe de l'hémisphère gauche du cerveau de fœtus d'*Anthropopithecus tschego* Duv. ♂ (n° 1915-74). — C. S., complexe sylvien ; *i. o.*, *incisura opercularis* ; M., *insula* antérieure de Marchand ; *o.*, orbitaire ; *f. o.*, fronto-orbitaire ; *ol.*, olfactif ; *f. i.*, frontal inférieur ; *f. m.*, frontal moyen ; *pc. i.*, précentral inférieur ; *f. s.*, frontal supérieur ; R., Rolando ; *i.*, intrapariétal ; *pc. s.*, précentral supérieur ; *p.*, parallèle ; *t. 2*, temporal 2 ; L., *lunatus* ; *p. o.*, incisure pariéto-occipitale ; *o. i.*, occipital inférieur ; *o. s.*, occipital supérieur. G. N.

Dans la région exposée, on observe en outre un central bien développé, une ébauche très nette de parallèle (partie postérieure),

(1) R. Anthony, Le développement du cerveau chez les Singes. Préliminaires et Anthropoïdes. (*Ann. des Sc. nat., Zoologie*, 1916).

d'intrapariétal, de *lunatus*, d'incisure pariéto-occipitale, d'occipital supérieur, d'orbitaire. Le lobe frontal est lisse, sauf qu'à sa partie tout antérieure il existe une ébauche obscure de frontal moyen et, sur l'hémisphère droit seulement, une ébauche de précentral inférieur. Signalons encore que la rhinale postérieure est visible à la face externe. Elle passera plus tard à la face mésiale par suite de l'inversion de l'*uncus*.

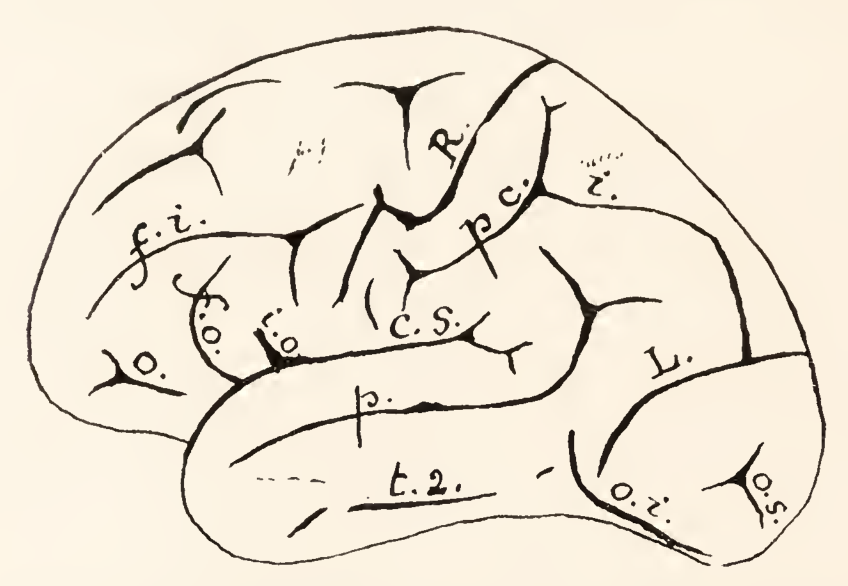


Fig. 184. — Face externe de l'hémisphère gauche d'un Chimpanzé nouveau-né ♂, (n° 1924-390) (d'après F. Coupin). 4/5 de grandeur naturelle. — C. S. complexe sylvien ; R., Rolando ; *p. c.*, post-central ; *i.*, intrapariétal ; *i. o.*, *incisura opercularis* ; *p.*, parallèle ; *t. 2*, temporal 2 ; L., *lunatus* ; *o. s.*, occipital supérieur ; *o. i.*, occipital inférieur ; *f. o.*, fronto-orbitaire ; *o.*, orbitaire ; *f. i.*, frontal inférieur.

Dans la région operculisée, on distingue un circulaire postérieur de Reil, un temporo-pariétal 1, et même un *transversus gyri suprasylviani*. L'*insula* est encore lisse.

Le cerveau suivant est celui d'un fœtus de Gibbon (*Hylobates Mulleri* Martin) figuré par G. Elliot-Smith (1) (voir fig. 182).

Sur la face externe de ce cerveau, on distingue déjà tous les sillons fondamentaux de l'adulte : une fosse sylvienne à peine entr'ouverte, le fronto-orbitaire (*presylvia*), le parallèle (partie terminale de la *postsylvia*), le rostral indiqué sur la figure comme frontal inférieur (coronal), l'intrapariétal (latéral), les sillons radiaires, central et *lunatus* et, enfin l'occipital supérieur.

Le cerveau auquel on est ensuite amené est un cerveau

(1) G. Elliot-Smith, Studies in the Morphology of the human brain : n° 1. Occipital region (*Records of the Egyptian Government School of Medicine*, 1904).

de fœtus de Chimpanzé (*Anthropopithecus tschego* Duv., n° 1915-74) (1) et qui répond à peu près à un fœtus humain de huit mois (Voir fig. 183).

Ce cerveau, qui a pu être comparé à celui de la mère (Voir fig. 145), présentait une fosse sylvienne complètement fermée et à peu près tous les sillons de l'adulte, du moins dans leurs

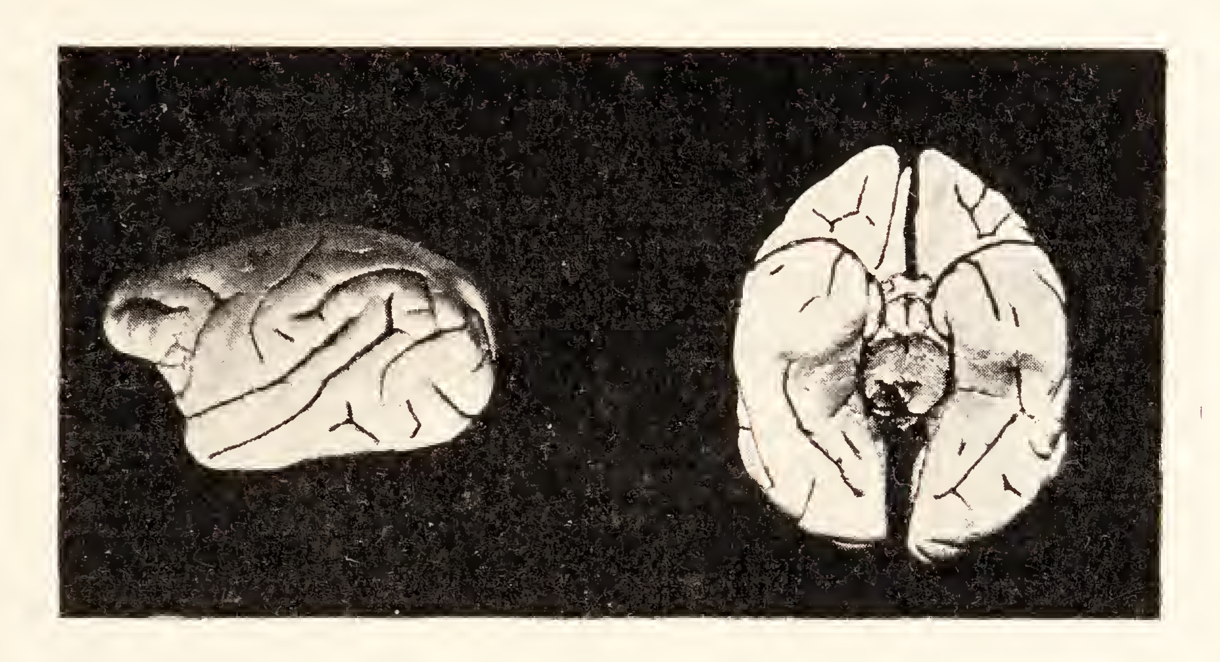


Fig. 185. — Cerveau de *Semnopithecus maurus* Schreb., nouveau-né. Face externe gauche et face inférieure. Document communiqué par M. Hulshoff Pol. G. N.

parties fondamentales. Dans le territoire operculisé, on distinguait nettement tous les sillons de l'*insula* et le temporo-pariétal 2 séparant les deux *gyri* de Heschl.

Nous arrivons ainsi à l'époque de la naissance.

Comme celui de l'Homme, le cerveau des Singes est, à la naissance, semblable à un cerveau adulte : *Hylobates* (*lar* ou *agilis*), d'après Deniker (2) ; Chimpanzé (*Troglodytes niger*), d'après F. Coupin (3) (Voir fig. 184) ; *Semnopithecus maurus* Schreb., d'après Hulshoff Pol (Voir fig. 185) (4) ; Cercopi-

(1) R. Anthony, *loc. cit.* (*Ann. des Sc. nat., Zoologie*, 1916).

(2) J. Deniker, *loc. cit.*

(3) F. Coupin, Étude d'un cerveau de Chimpanzé nouveau-né (*Bull. Soc. Anthrop. Paris*, 1925).

(4) Hulshoff Pol, Observations inédites qui m'ont été aimablement communiquées par l'auteur.

thèques, Macaques, Cynocéphales, d'après R. ANTHONY (Voir fig. 186) (1).

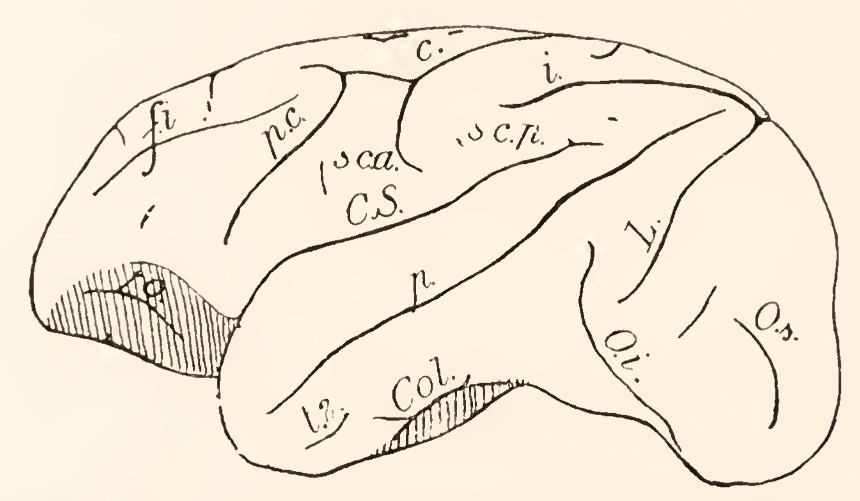


Fig. 186. — Neopallium de Cynocéphale nouveau-né (n° 1915-64) (face externe gauche). — C. S., complexe sylvien ; *o.*, orbitaire ; *f. i.*, frontal inférieur ; *pc.*, précentral ; C., central ; *s. c. a.*, *subcentralis anterior* ; *i.*, intrapariétal ; *s. c. p.*, *subcentralis posterior* ; *p.*, parallèle ; *t. 2.*, temporal 2 ; *col.*, collatéral ; L, *lunatus*; *O. i.*, occipital inférieur; *O. s.*, occipital supérieur. G. N.

Face interne. — Nous procéderons pour la face interne comme nous l'avons fait pour la face externe, c'est-à-dire que nous étudierons l'Homme tout d'abord pour mentionner ensuite le peu que nous savons des autres Primates.

Quand on considère un embryon humain de quatre semaines et demie environ (W. HIS), on distingue le neopallium complètement lisse au-dessus d'un sillon arqué antérieur (*sulcus hippocampi*), qui est encore très court.

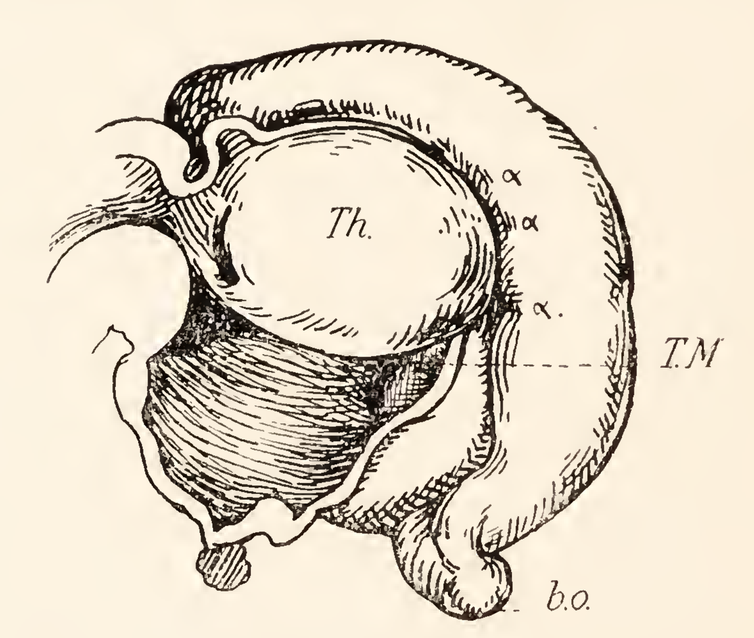


Fig. 187. — Face mésiale gauche d'un télencéphale d'embryon humain de deux mois et demi. (D'après W. HIS.) — *Th.*, *thalamus* ; T. M., trou de Monro ; *b. o.*, bulbe olfactif ; α, incisures du sillon arqué antérieur entamant sa lèvre néopalléale.

Les figures 74 (cinq semaines environ, W. HIS) et 75 (sept semaines et demie environ, W. HIS) données à propos du rhinencéphale montrent le développement progressif d'avant en arrière du sillon arqué. A ces stades le neopallium est toujours lisse.

(1) R. ANTHONY, Observations inédites.

A deux mois et demi environ (W. His), on voit de très

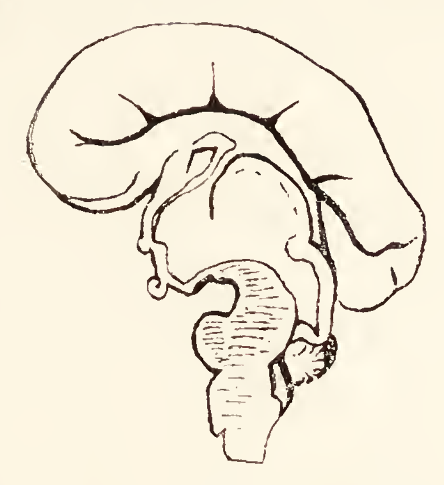


Fig. 188. — Face mésiale droite d'un cerveau de fœtus humain de quatre mois. (D'après G. Retzius.) G. N.

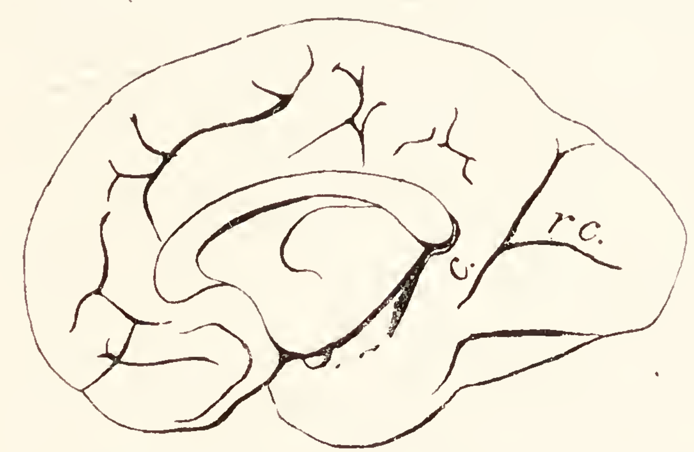


Fig. 189. — Face mésiale droite d'un cerveau de fœtus humain de sept à huit mois, d'après G. Retzius. — C., calcarine ; *r. c.*, rétrocalcarine. 3/4 de grandeur naturelle environ.

légères incisures partir du sillon arqué et commencer à entamer sa lèvre néopalléale (Voir fig. 187).

Si l'on en croit beaucoup d'auteurs, et notamment Dejerine (1), la face interne du neopallium présenterait, à l'âge de trois mois, une complication due à l'accentuation des sillons radiaires partant du sillon arqué et à la production d'un second sillon arqué périphérique au premier. Cette complication n'est d'ailleurs que transitoire, comme celle que déterminent les sillons que nous avons vus à la même époque se développer sur la face externe (Voir fig. 170).

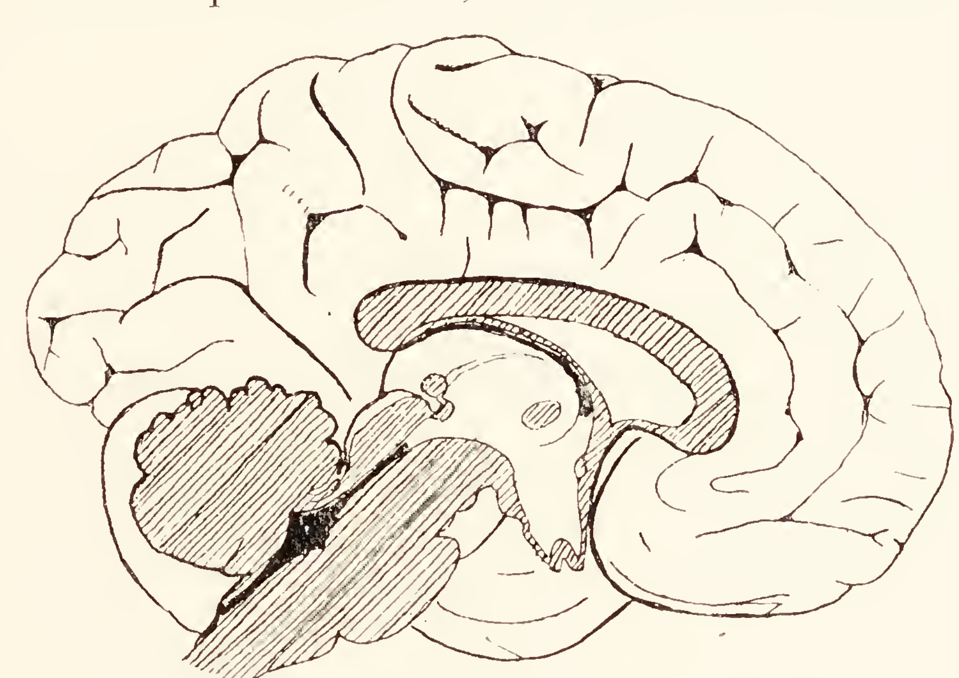


Fig. 190. — Face mésiale gauche d'un encéphale de fœtus humain à terme (longueur du corps, 53 centimètres). (D'après G. Retzius.) 3/5 de grandeur naturelle environ.

(1) Dejerine, *loc. cit.*

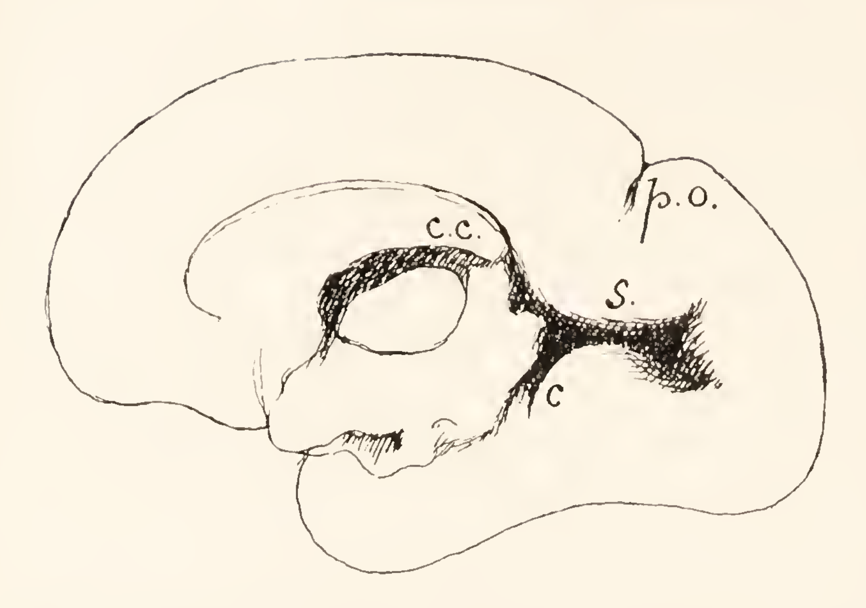


Fig. 191. — Face mésiale droite d'un cerveau de fœtus de Macaque (hybride de *Macacus rhesus* Audeb. ♀ et de *Macacus cynomolgus* L. ♂ (n° 1901-120). — S., fosse striée ; C., calcarine ; *p. o.*, incisure pariéto-occipitale ; *c. c.*, corps calleux. G. N. × 2 1/4.

Toujours est-il que, vers le quatrième mois, il ne reste plus que le sillon arqué (*fissura hippocampi*) avec ses incisures radiaires nombreuses et très développées (Marchand) (Voir fig. 188). Celles-ci d'ailleurs disparaîtront bientôt, à l'exception d'une seule en arrière, qui deviendra la fosse striée, dont une branche supérieure est l'ébauche de la fosse pariéto-occipitale (futur complexe calcarin).

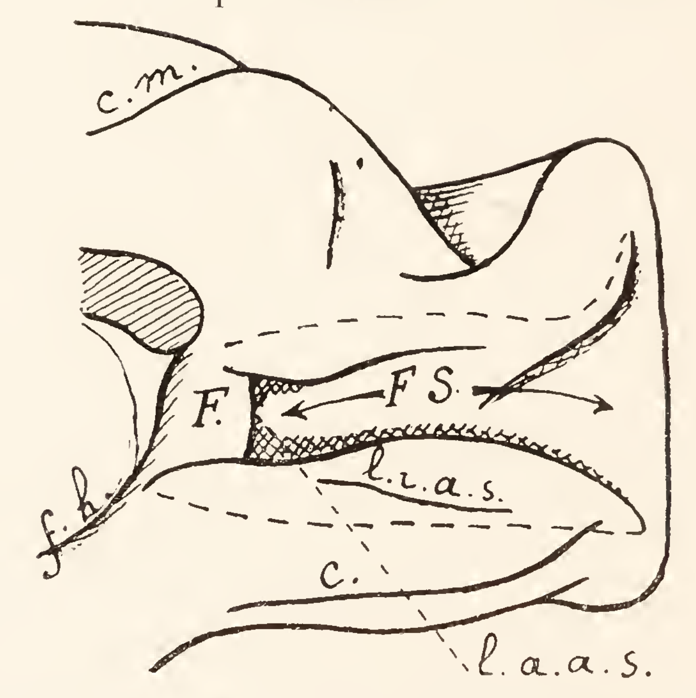


Fig. 192. — La fosse striée étalée du *Cercopithecus albogularis* Sykes adulte : pour faire comprendre le mode d'operculisation de la calcarine au cours du développement chez les Singes. (D'après G. Elliot-Smith.) — F. S., fosse striée ; F., *gyrus fornicatus* ; *f. h.*, *fissura hippocampi* ; *l. i. a. s.*, *limitans inferior areae striatae* ; *l. a. a. s.*, *limitans anterior areae striatae* (calcarine) ; *c. m.*, calloso-marginal ; *c.*, collatéral. Les bords de la fosse striée sont indiqués en pointillé.

La fosse striée est donc, en somme, le premier plissement définitif qui apparaisse sur la face interne. Il serait même plus précoce que la fosse sylvienne sur la face externe.

Peu après apparaît le calloso-marginal, qui se développe par deux ou trois segments (Voir fig. 189).

Au moment de la naissance, le cerveau a enfin acquis sur sa face interne, comme sur sa face externe, tous les caractères de l'adulte (Voir fig. 190).

Sur la face mésiale du cerveau de fœtus de *Cebus* sp. (n° 1900-102), on distingue seulement un sillon arqué (*fissura hippocampi*) avec un seul sillon radiaire qui est la fosse striée (Voir fig. 77); celle-ci se séparera ultérieurement de la fissure de l'hippocampe (développement du *gyrus fornicatus*).

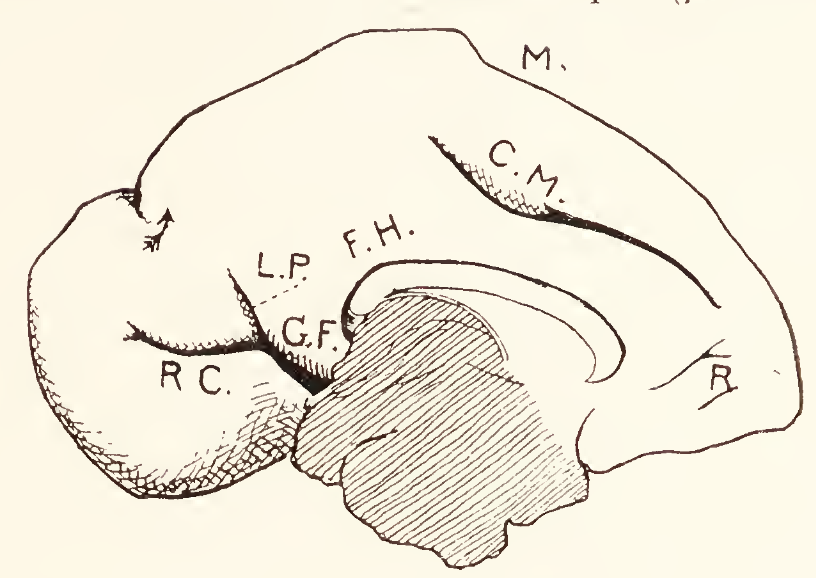


Fig. 193. — Face mésiale de l'hémisphère gauche du cerveau de fœtus de Gorille ♂ (n° 1912-489). — R. C., rétrocalcarine ; L. P., *limitans precunei* ; G. F., *gyrus fornicatus* ; F. H., *fissura hippocampi* ; C. M., calloso-marginal ; R., rostral ; M., dépression *post mortem*. G. N.

Chez le fœtus de Macaque (hybride de *Macacus rhesus* Audeb. ♀ et de *Macacus cynomolgus* L. ♂, n° 1901-120), on voit le sillon arqué beaucoup plus rapproché que chez le *Cebus* précédemment cité de la voûte du corps calleux par suite de la diminution d'importance du rhinencéphale limbique supra-commissural. La fosse striée est large et profonde et, à sa partie antéro-inférieure, on distingue la calcarine vraie, qui, chez l'adulte, ne sera plus apparente à la surface, mais cachée au fond de la cavité (Voir fig. 191 et 192). On constate de plus une ébauche d'incisure pariéto-occipitale.

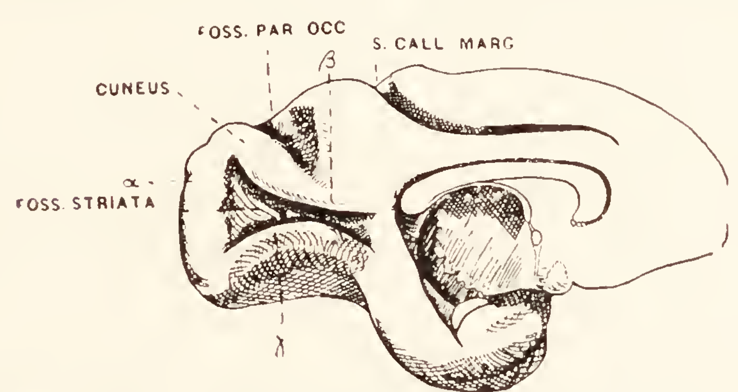


Fig. 194. — Face mésiale gauche du cerveau du fœtus d'*Hylobates Mulleri* Martin figuré par G. Elliot-Smith. — α, β, γ, les trois lèvres de la fosse striée qui convergeront plus tard.

Chez le fœtus de Semnopithèque de F. Coupin (1), on voit

(1) F. Coupin, *loc. cit.*, (*C. R. Assoc. franç. pour l'Avancement des Sciences*, Grenoble, 1925).

seulement une fosse striée déjà complètement fermée (rétrocalcarine).

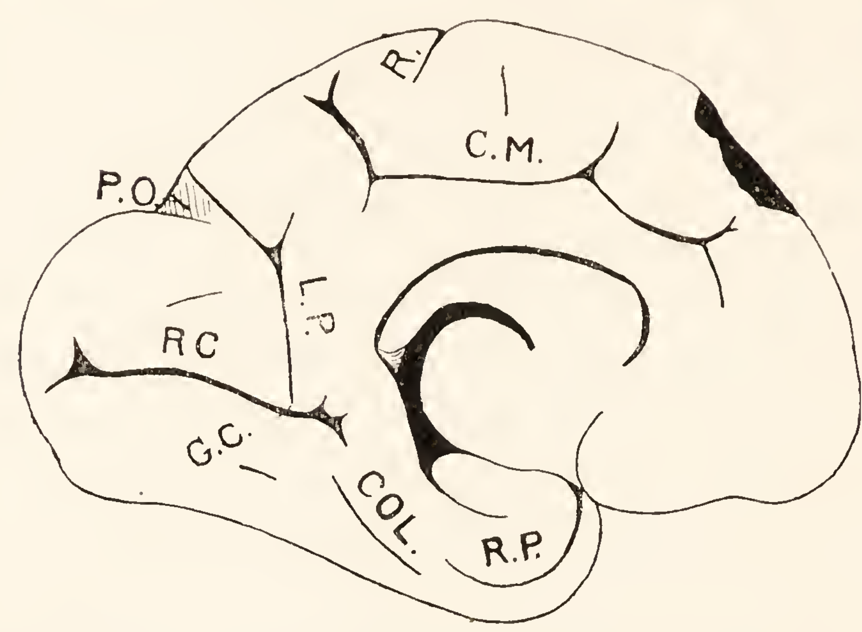


Fig. 195. — Face mésiale gauche du cerveau de fœtus de Chimpanzé (*Anthropopithecus tschego* Duv. ♂, n° 1915-74). — R. P., rhinale postérieure ; *Col.*, collatéral ; G. c., *gyrus cunei* ; RC., rétrocalcarine ; L. P., *limitans precunei* ; P. O., incisure pariéto-occipitale ; R., rolandique ; C. M., calloso-marginal. G. N.

Le cerveau de fœtus de Gorille décrit par Deniker, et dont cet auteur n'a pas représenté la face interne, ne paraît avoir possédé en plus qu'une ébauche de calloso-marginal.

Le cerveau de fœtus de Gorille décrit par R. Anthony présentait un calloso-marginal déjà bien développé, et, en outre, un *limitans precunei* réduit à sa partie inférieure et se branchant sur la rétrocalcarine sans interposition d'un *gyrus cunei*; celui-ci se serait formé très tard ou ne se serait jamais développé (par anomalie) chez cet individu (Voir fig. 193).

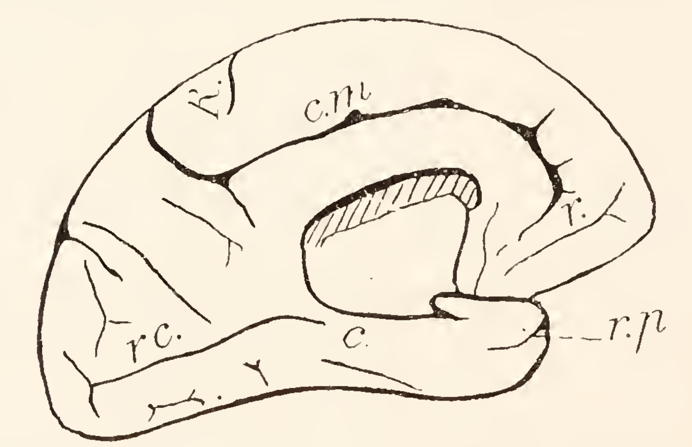


Fig. 196. — Face mésiale gauche d'un cerveau de Chimpanzé nouveau-né ♀ (n° 1924-390). (D'après F. Coupin.) — R., Rolando ; *c. m.*, calloso-marginal ; *rc.*, rétrocalcarine ; *r.*, rostral ; *c.*, calcarine ; *r.*, *p.*, rhinale postérieure. 2/3 de grandeur naturelle.

Le cerveau de fœtus d'*Hylobates Mulleri* Martin, figuré par G. Elliot-Smith, était à peu près semblable au précédent, avec cette différence que le complexe pariéto-occipital interne était représenté par une dépression triangulaire touchant par sa base le bord mésial et n'atteignant pas la rétrocalcarine (*gyrus cunei*) (Voir fig. 194).

Le cerveau de fœtus de Chimpanzé décrit par R. Anthony était déjà, ainsi que le montre la figure 195, beaucoup plus développé. Le calloso-marginal présentait notamment des branches radiaires, mais la paracalcarine n'avait point encore fait son apparition ; quant à la calcarine vraie, elle était bien visible à la surface ; il faut d'ailleurs savoir que, si chez les Singes cynomorphes adultes cette scissure est operculisée (Voir fig. 192), il n'en est pas exactement de même chez les Anthropoïdes, où l'on distingue presque toujours une très courte calcarine vraie à la surface du neopallium mésial.

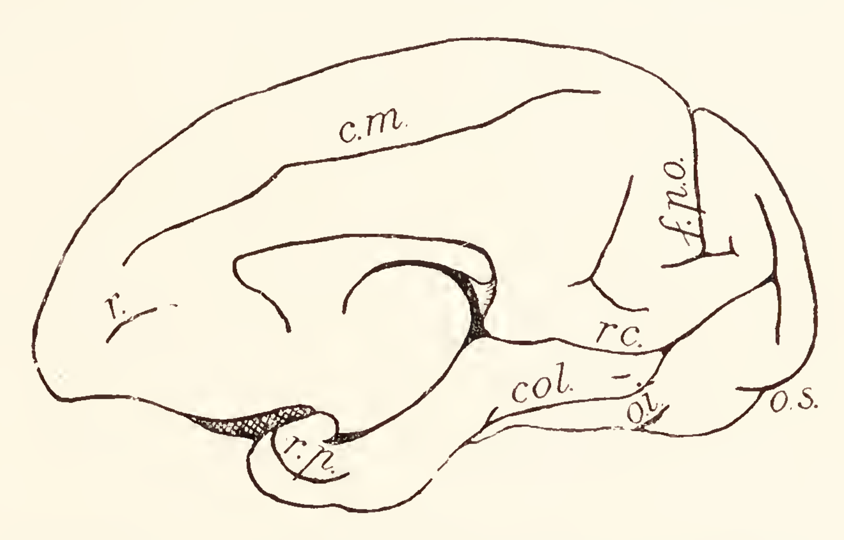


Fig. 197. — Face mésiale droite d'un cerveau de Cynocéphale nouveau-né (n° 1915-64). — *r.*, rostral interne ; *c. m.*, calloso-marginal ; *rc.*, rétrocalcarine ; *col.*, collatéral ; *f. p. o.*, fissure pariéto-occipitale ; *o. s.*, occipital supérieur ; *o. i.*, occipital inférieur ; *r. p.*, rhinale postérieure. G. N.

Nous arrivons ainsi à l'époque de la naissance. Sur la face mésiale, comme sur la face externe, le cerveau du nouveau-né est semblable à celui de l'aduite : *Hylobates* (*lar* L. ou *agilis* E. Geoffr.), d'après Deniker ; Chimpanzé (*Troglodytes niger* E. Geoffr.), d'après F. Coupin (Voir fig. 196) ; Cercopithèques, Macaques, Cynocéphales, d'après R. Anthony (Voir fig. 197). Notons pourtant que, dans l'ensemble, la face mésiale semble moins avancée au moment de la naissance que la face externe.

On voit qu'en somme, dans le neopallium, aussi bien dans celui des Carnassiers que dans celui des Primates, de même d'ailleurs que dans celui des Ongulés, bref, vraisemblablement partout, les sillons qui se développent les premiers sont

ceux que nous avons considérés comme fondamentaux, et qu'ils se développent dans un ordre qui coïncide avec l'ordre d'importance que nous leur avons assigné.

Il resterait encore quelque chose à dire des changements de forme que subit le neopallium au cours du développement. Mais cette question a déjà été traitée, au moins dans ses très grandes lignes, au cours du paragraphe consacré à la forme d'ensemble du télencéphale (Voir p. 106 et 107).

V. — Les progrès de la gyrencéphalie en rapport avec l'augmentation de volume du neopallium.

Nous avons vu précédemment que, l'intelligence étant supposée égale, un neopallium est d'autant plus plissé que le cerveau est plus volumineux, celui-ci étant d'ailleurs d'autant plus volumineux que la masse du corps est plus considérable.

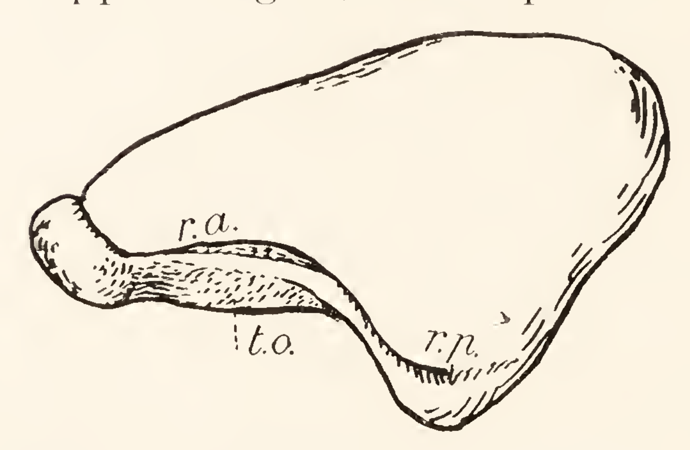


Fig. 198. — Face latérale externe gauche d'un cerveau de *Tupaia minor* Gunther. (D'après W. E. Le Gros-Clark). — *r. a.*, rhinale antérieure ; *r. p.*, rhinale postérieure ; *t. o.*, tubercule olfactif. G. N. × 2.

Nous allons étudier maintenant le processus d'apparition des sillons à mesure que le volume du neopallium augmente dans la série des Mammifères, et nous verrons ainsi que l'ordre dans lequel ils apparaissent, en suivant cette série idéale, est sensiblement le même que celui dans lequel nous les avons vus apparaître aussi au cours du développement ontogénique d'une même espèce.

Chez un petit Rongeur comme la Souris et la Gerboise, le neopallium est à peu près lisse sur sa face externe ; il en est

de même chez un petit Insectivore tel que la *Tupaia* et le Hérisson (Voir fig. 198 et 100).

Lorsqu'on s'adresse à des animaux dont le cerveau est déjà un peu plus gros, un Tatou, par exemple, on voit exister sur le neopallium un seul sillon qui, par sa direction, répond à une *suprasylvia*.

Chez un Pangolin, à la *suprasylvia* s'ajoutent une *presylvia*, un corono-latéral, et même probablement une *pseudosylvia* (Voir fig. 199, en haut).

Un *Chiromys* ou un *Lemur* présentent enfin l'ensemble des sillons fondamentaux (Voir fig. 125 et 137).

De même sur la face interne, le premier sillon qui apparaît en

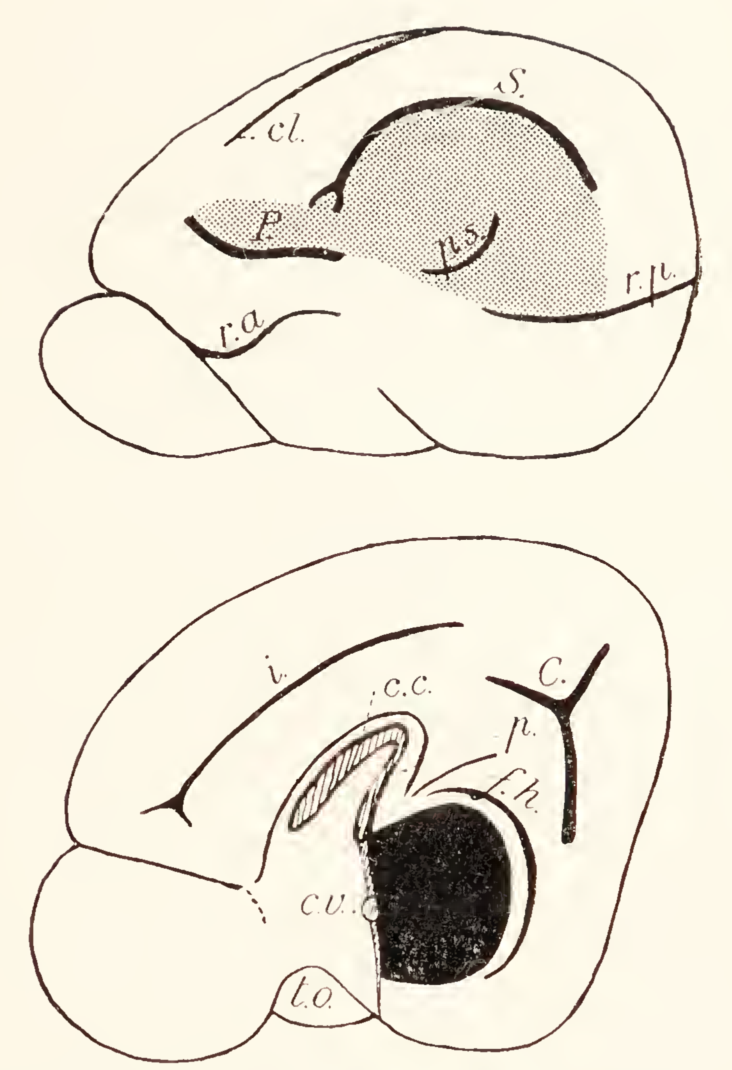


Fig. 199. — Faces externe gauche et interne droite d'un cerveau de Pangolin (*Manis tricuspis* Rafin.) — *c. l.*, corono-latéral ; S., *suprasylvia* ; P., *presylvia* ; *p. s.*, *pseudosylvia* ; *r. a.*, rhinale antérieure ; *r. p.*, rhinale postérieure ; *t. o.*, tubercule olfactif ; *i.*, intercalaire ; *c. c.*, corps calleux ; *f. h.*, fissure de l'hippocampe ; *p.*, *psalterium* ; *c.*, calcarine ; *c. v.*, commissure ventrale. Le territoire central du neopallium est en grisé. (D'après G. Elliot-Smith). G. N. × 2.

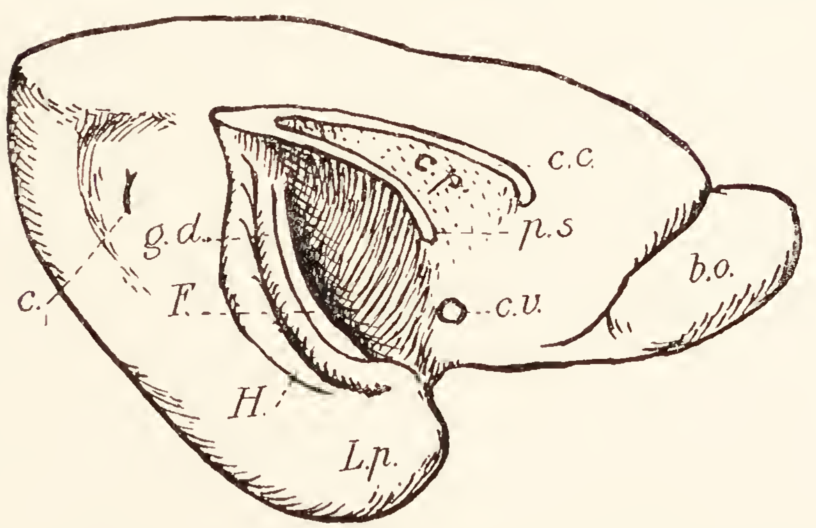


Fig. 200. — Face mésiale d'un cerveau de *Tupaia minor* Gunther. (D'après W. E. Le Gros-Clark.) — *c. c.*, corps calleux ; *c. p.*, corps paraterminal ; *ps.*, *psalterium* ; *c. v.*, commissure ventrale ; *b. o.*, bulbe olfactif ; *c.*, calcarine ; *g. d.*, *gyrus dentatus* ; H., hippocampe inverti (en avant du *gyrus dentatus*) ; F., *fornix* ; L. *p.*, lobe piriforme. G. N. × 2 1/2.

rapport avec l'augmentation de volume du neopallium est la calcarine, souvent même existante avant que la *suprasylvia* ne soit visible sur la face externe (*Tupaia*) (Voir fig. 200) (1); elle est suivie de près par l'intercalaire.

On pourrait multiplier les exemples et montrer, par exemple,

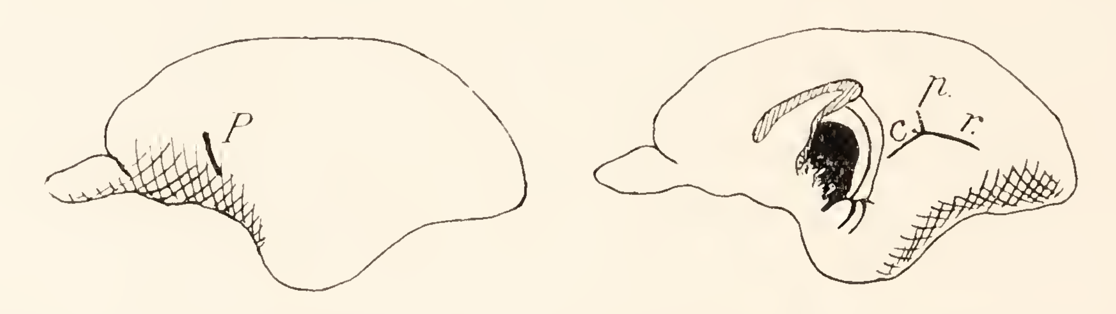


Fig. 201. — Le télencephale du *Tarsius*, face externe gauche et face interne droite. — *P.*, Presylvia; *c.*, calcarine; *r.*, rétrocalcarine; *p.*, paracalcarine. — G. N. × 1 1/2.

que, chez les Primates, le Tarsier (Voir fig. 201) ne possède sur la face externe qu'une *presylvia* et un complexe calcarin sur la face interne, l'Hapale (Voir fig. 202), un complexe sylvien, une *postsylvia* (partie extrême), c'est-à-dire un parallèle (dont l'ébauche précède, comme on l'a vu, chez les Singes, au cours de l'ontogénie, celle du Rolando), sur la face externe, et, sur la face interne, seulement un complexe calcarin et des ébauches de calloso-marginal et de collatéral.

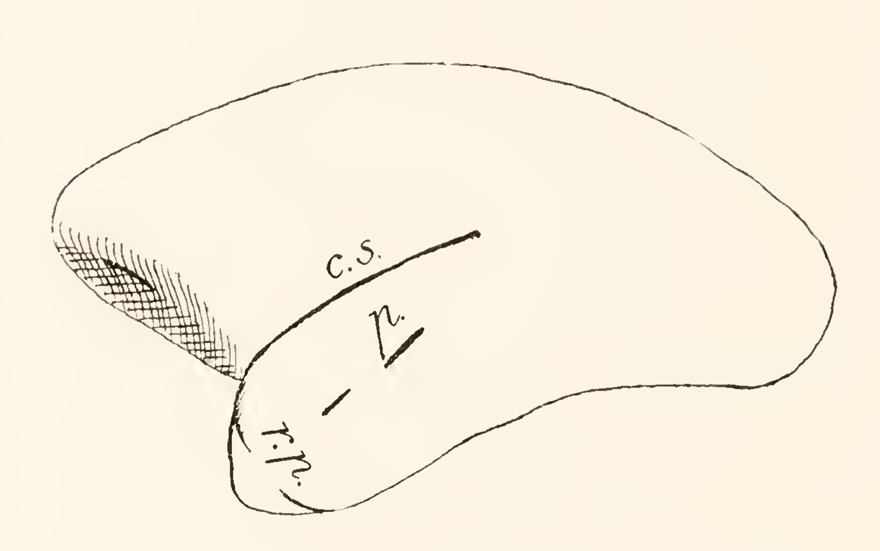


Fig. 202. — Le télencéphale de l'*Hapale*, face externe gauche. — *C. S.*, complexe sylvien; *r. p.*, rhinale postérieure; *p.*, parallèle. G. N. ×1 1/2.

Donc, en résumé, les sillons fondamentaux se développent

(1) W. E. Le Gros-Clark, On the brain of the Tree-Shrew (*Tupaia minor*) (*Proceed. zool. Soc.* London, 1924).

à mesure que le cerveau devient plus volumineux dans le même ordre que celui dans lequel ils apparaissent au cours de l'ontogénie d'un gyrencéphale.

VI. — La structure du cortex néopalléal.

Comparé à celui des autres Vertébrés, le cortex néopalléal des Mammifères présente un très haut degré de différenciation. On ne se contente généralement pas d'y reconnaître deux couches principales, la couche plexiforme ou moléculaire et la couche des cellules pyramidales, celle-ci se subdivisant en une couche de cellules pyramidales proprement dites et une couche de cellules polymorphes qui ne sont que des cellules pyramidales plutôt à un stade inférieur d'évolution que secondairement modifiées; on y distingue un très grand nombre d'assises (1). On sait que, chez les Batraciens, toute la couche des cellules pyramidales n'est constituée que d'éléments analogues à ceux qui contribuent à former la couche des cellules polymorphes dans le cortex mammalien et que ces éléments restent à peu près partout accumulés (de même chez le *Lepidosiren*, voir fig. 99), au voisinage de l'épendyme, comme cela s'observe d'ailleurs à un certain stade du développement embryonnaire des Mammifères.

Chez les Reptiles, en même temps que les cellules pyramidales se différencient, elles commencent à émigrer vers la surface, de telle sorte qu'une couche de substance blanche sous-jacente peut se distinguer (Voir fig. 25).

En dépit de sa complexité, le cortex néopalléal des Mammifères se ramène donc aisément à celui des Vertébrés inférieurs.

Nous allons décrire la structure du cortex néopalléal des Mammifères en nous basant surtout sur ce qui a été observé

(1) BRODMANN en reconnaît six fondamentales dans le neopallium de tout Mammifère.

chez l'Homme ; c'est là qu'il est le plus différencié, le plus complexe, et c'est là aussi qu'il a été le mieux étudié.

Mais il faut savoir avant tout qu'il diffère suivant les régions où on l'observe. Il diffère d'une part comme épaisseur, celle-ci, toujours plus forte au sommet des circonvolutions qu'au fond des sillons qui les séparent, atteignant chez l'Homme près de 4 millimètres dans l'aire motrice volontaire, diminuant progressivement d'avant en arrière et pouvant descendre jusqu'à moins de un demi-millimètre en quelques endroits. Il diffère d'autre part comme aspect macroscopique : sur une coupe du cortex, on le voit, même à l'œil nu, composé d'une alternative de bandes sombres et de bandes claires : les premières correspondent à des niveaux où les cellules prédominent, les secondes aux plexus composés de fibres à myéline courant parallèlement à la surface, et parmi lesquelles on n'observe que relativement peu de cellules. L'épaisseur relative de ces bandes sombres et de ces bandes claires varie suivant les régions, ce qui a permis à G. Elliot-Smith (1) de diviser la surface du neopallium en un certain nombre d'aires ou départements, aisément reconnaissables à l'œil nu. Il diffère enfin par la structure microscopique. En se fondant sur ces différences de structure, on est parvenu à distinguer, à la surface corticale, des régions qu'on a constatée répondre ou qu'on a supposée devoir répondre à certaines localisations fonctionnelles.

Dans certains cas, en effet, la distinction histologique d'une région corticale peut être considérée comme ayant eu pour point de départ des recherches de physiologie expérimentale

(1) G. Elliot-Smith, A new topographical survey of the human cerebral cortex being an account of the distribution of the anatomically distinct cortical areas and their relationship to the cerebral sulci (*Journ. of Anatomy and Physiology*, vol. XLI, 1907).

(Chien, Chat, Lapin, Singes, etc.) ou des observations cliniques (Homme). Dans d'autres cas, beaucoup plus nombreux, où les données expérimentales ou cliniques faisaient défaut, on s'est borné à assimiler à des régions de signification physiologique directement connue chez d'autres espèces des régions de structure corticale semblable. C'est ainsi, par exemple, que la présence des cellules pyramidales gigantesques de Betz est considérée comme indiquant l'aire motrice volontaire des membres et du tronc dans le cortex de toutes les espèces mammaliennes. Dans d'autres cas, enfin, et en l'absence de toute donnée physiologique, aussi bien chez l'espèce considérée que chez les autres espèces, on s'est borné à indiquer, en se basant sur la seule structure, des limites de régions de signification inconnue.

Cette méthode a été poussée à un très haut degré d'analyse par Brodmann, qui s'est attaché à étudier les différences portant sur les assises de cellules (cyto-architectonique) et, par M. et Mme O. Vogt, qui se sont attachés à étudier les différences portant sur les plexus de fibres à myéline que le cortex contient (myélo-architectonique). Ayant permis de distinguer un nombre de territoires néopalléaux beaucoup plus grand (1) que le nombre de ceux dont on connaît la signi-

(1) La myélo-architectonique de M. et Mme Vogt permet de diviser la surface du neopallium en un plus grand nombre de territoires que la cyto-architectonique de Brodmann. Quoi qu'il en soit, les résultats des deux méthodes sont en parfait accord. Il faut pourtant reconnaître qu'étant donnée l'insuffisance de nos connaissances en physiologie cérébrale les résultats des recherches de Brodmann sont actuellement plus facilement utilisables que ceux des investigations de M. et Mme Vogt.

Voici, pour mémoire, l'indication de quelques travaux de Brodmann sur ce sujet :

Die Kortexgliederung des Menschen (*Journ. f. Psychologie und Neurologie*, Bd. X, 1907).

Vergleichende Lokalisationslehre der Grosshirnrinde, Leipzig, 1909.

Feinere Anatomie des Grosshirns. Chapitre dans *Handbuch der Neurologie* (herausgegeben von Lewandowsky, 1910, Bd. I, p. 206-307).

fication physiologique (1), elle a, en somme, le très grand intérêt de poser, en les précisant, des problèmes sur l'importance desquels il n'y a pas à insister et qu'il appartient à la physiologie expérimentale de résoudre (2).

La notion de localisation fonctionnelle corticale appelle pourtant une observation. La distinction usuelle entre zone sensible et zone motrice est loin d'être aussi absolument fondée qu'on pourrait le croire. Du centre visuel et du centre auditif, comme aussi du centre olfactif (hippocampe et lobe piriforme) régions sensibles, partent en effet des fibres motrices commandant à des mouvements réflexes en rapport avec la vision, l'audition ou l'olfaction. Il n'y a pas bien longtemps que l'on admettait sans conteste l'existence, non pas d'une région de la sensibilité générale et d'une région de la motricité volontaire distinctes l'une de l'autre, mais d'une région sensitivo-motrice, à cheval, chez les Primates, sur le sillon de Rolando. Encore aujourd'hui, beaucoup d'anatomistes et de physiologistes estiment que, si la sphère de la motricité volontaire ne dépasse pas en arrière le sillon de Rolando, celle de la sensibilité générale le dépasse en avant ; il y aurait donc, le long de la lèvre antérieure du sillon de

Neue Ergebnisse über die vergleichende histologische Lokalisation der Grosshirnrinde mit besonderer Berücksichtigung des Stirnhirns (*Verhandlungen der Anatomischen Gesellschaft*, 1912).

On trouvera la bibliographie complète jusqu'en 1921 des travaux de Brodmann, ainsi que de ceux de M. et Mme Vogt, dans le traité déjà cité (Voir p. 231) d'Ariens Kappers (vol. II, Haarlem, 1921), aux pages 1256 et 1265.

(1) Notons que, de même, des territoires histologiques particuliers ont été reconnus dans le rhinencéphale, mais la distinction des territoires du rhinencéphale est beaucoup moins importante que celle des territoires du neopallium.

(2) Parmi les précurseurs de M. et Mme O. Vogt et de Brodmann, ainsi que parmi ceux qui se sont, en même temps qu'eux, attachés à l'étude des variations régionales de structure du cortex télencéphaliqpe, il convient de citer, outre G. Elliot-Smith, déjà mentionné : Betz (1874), Lewis (1878), Clarke (1878), Hammerberg (1895), Schlapp (1898), Campbell (1905). On trouvera dans le traité déjà cité d'Ariens Kappers les références bibliographiques de ces auteurs (p. 1254-1267).

Rolando, une véritable région sensitivo-motrice. Et il est, au surplus, possible que certains des cylindraxes des régions que l'expérimentation et la clinique ont amené à considérer comme répondant uniquement à la sensibilité générale (pariétale ascendante par exemple) représentent des voies motrices réflexes analogues à celles qui partent des régions visuelle ou auditive (1).

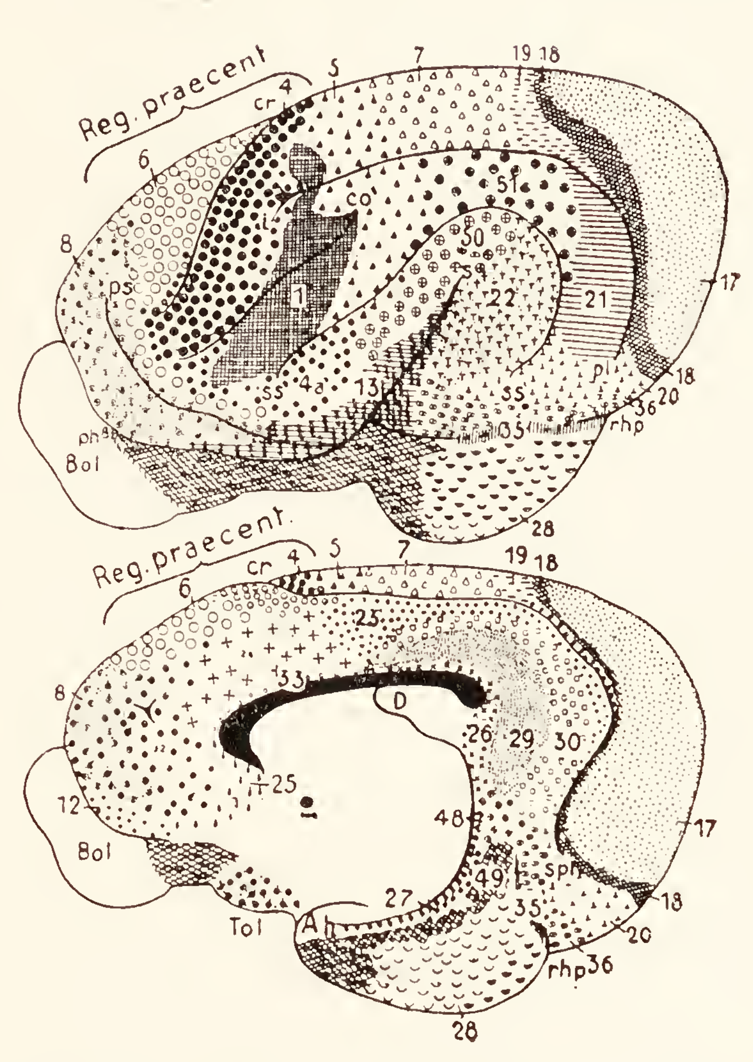


Fig. 203. — Cyto-architectonique du télencéphale du *Cercoleptes caudivolvulus* Schreb. (D'après Brodmann.) (Faces externe gauche et interne droite.)

Quoi qu'il en soit, voici, brièvement résumés, les résultats principaux des investigations de Brodmann. Il reconnaît à la surface du neopallium un certain nombre de régions maîtresses, si l'on peut dire (9 dans le neopallium humain) (2), répondant dans leur ensemble à des fonctions connues. Dans ces régions maîtresses, l'écorce peut être ou bien granulaire ou bien agranulaire, c'est-à-dire ne

(1) Les termes de *région sensitive* et de *région motrice* seraient avantageusement remplacés par ceux, par exemple, de région de *projection ascendante* ou *centripète* et de région de *projection descendante* ou *centrifuge*; aussi bien que motrices, les voies descendantes peuvent être en effet sécrétrices : chez le Chien et chez le Chat, dans l'aire de la motricité volontaire (gyrus sigmoïde), Bechterew et d'autres ont décelé des centres spermo-sécréteurs, prostatiques, sudoraux, salivaires, sécréteurs de suc gastrique, de suc pancréatique, de bile, etc...

(2) Les huitième et neuvième régions sont peut-être partiellement olfactives ; en tout cas, aux régions néopalléales doivent s'ajouter deux autres, qui correspondent exclusivement au rhinencéphale. La superficie télencéphalique est donc divisée dans sa totalité en onze régions maîtresses.

contenant pas la couche dite de grains externes, qui, située à l'intérieur de la couche des cellules pyramidales, caractérise l'écorce dite granulaire. Chez le fœtus, les grains existent partout ; mais, peu après la naissance, ils disparaissent en certaines régions néopalléales qui sont par exemple, chez l'Homme, la moitié antérieure de l'*insula*, la moitié antérieure de la région cingulaire (*gyrus callosus*), la région précentrale ou de la motricité volontaire. Dans l'ensemble, et abstraction faite des exceptions que constituent la moitié antérieure de l'*insula*, aire regardée comme spécialement associative et le *gyrus callosus* considéré comme dépendant de la zone de la sensibilité générale, les régions granulaires sont les régions sensitives et celle où l'on s'accorde à placer le siège du psychisme le plus élevé, c'est-à-dire la région frontale.

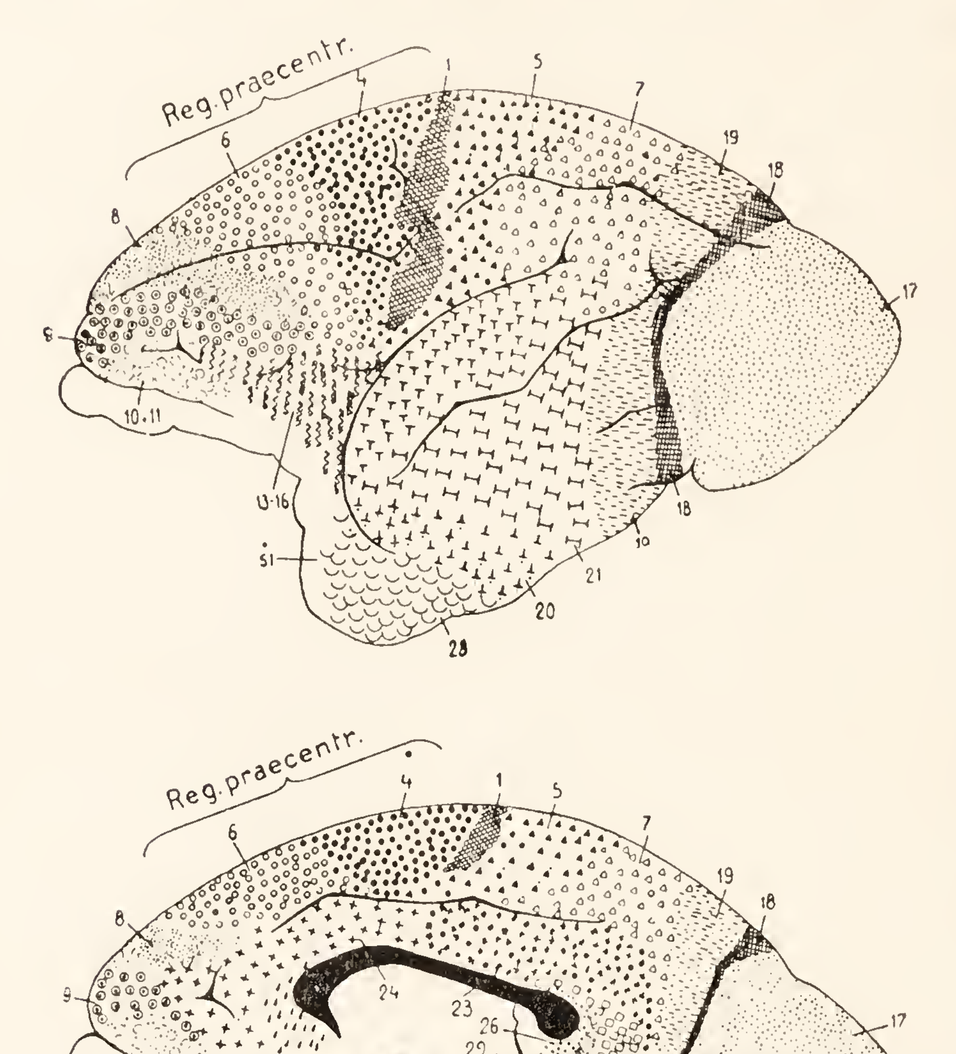


Fig. 204. — Cyto-architectonique du télencéphale du *Lemur niger* Schreb. (D'après Brodmann.) (Faces externe gauche et interne droite.)

Les régions maîtresses sont ensuite subdivisées en

champs secondaires portant chacun un numéro (1).

Les figures 203, 204, 205 montrent, d'après Brodmann (cyto-architectonique), la division en champs des deux faces du neopallium chez le *Cercoleptes caudivolvulus* Schreb., le *Lemur niger* Schreb. et l'Homme.

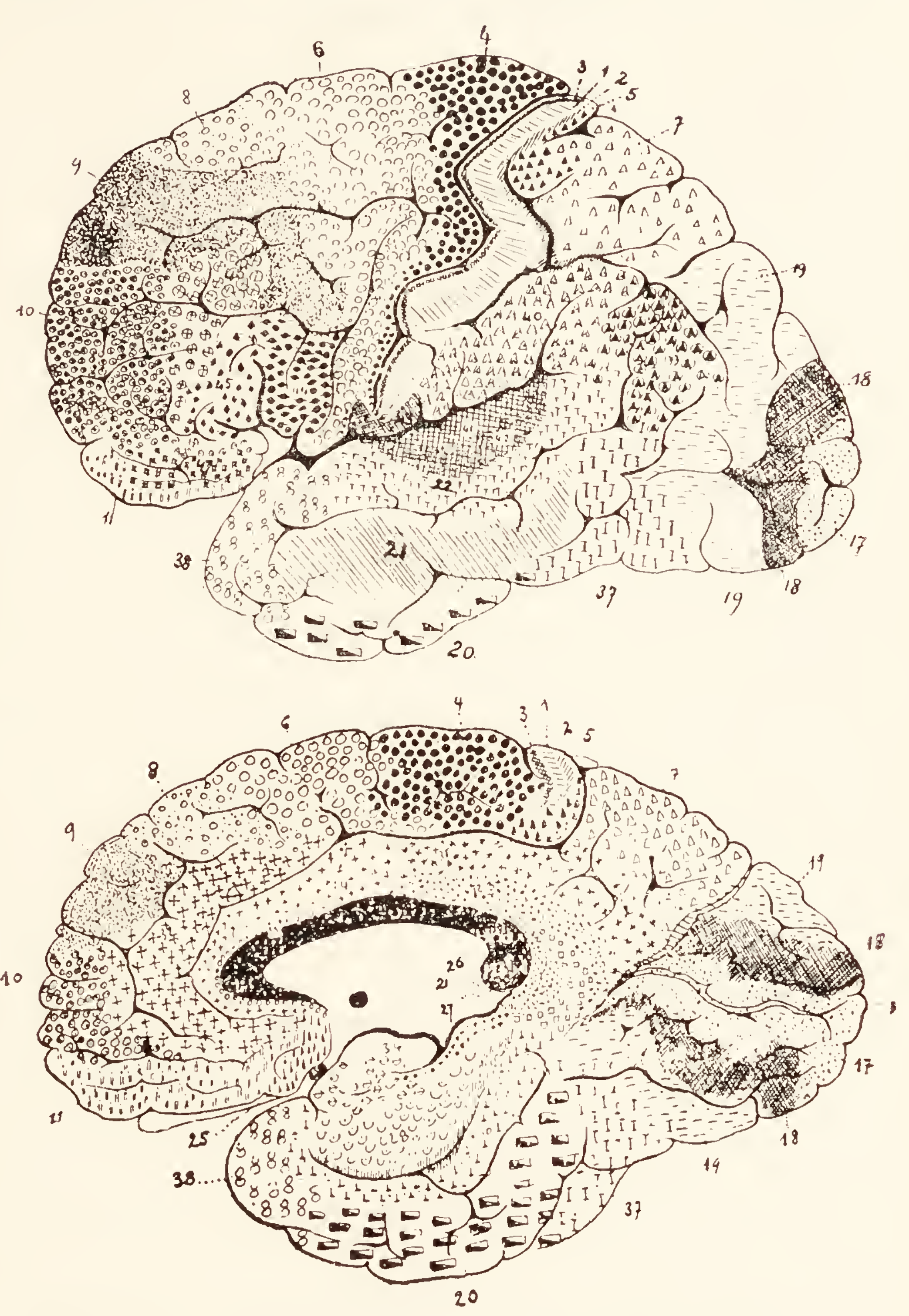


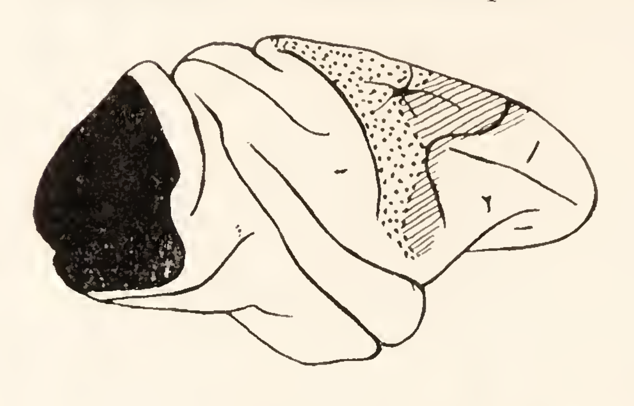
Fig. 205. — Cyto-architectonique du télencéphale de l'Homme. (D'après Brodmann.) (Faces externe gauche et interne droite.) (Voir Brodmann pour la légende des figures 203, 204, 205.)

Je décrirai seulement les grandes lignes de la structure néopalléale dans les principales régions de signification fonctionnelle directement établie.

1° *Région de la motricité volontaire.* — La région de la motricité volontaire comprend, chez les non-Primates, et en particulier chez les Carnassiers, le gyrus sigmoïde et les parties avoisinantes. Chez les Primates, et en particulier

(1) Il y en a cinquante environ à la surface du télencéphale humain.

chez l'Homme, elle comprend la circonvolution frontale ascendante, la moitié postérieure de la circonvolution frontale supérieure aussi bien sur la face mésiale que sur la face externe, les racines des circonvolutions frontales moyenne et inférieure et le lobe paracentral (à l'exception de sa partie toute postérieure). Sa limite postérieure est donc, sur la face externe, le sillon de Rolando ; mais il ne faut pas oublier (Voir p. 302 et 303) que, pour beaucoup d'auteurs, elle est, en cet endroit, chevauchée par la région de la sensibilité générale.



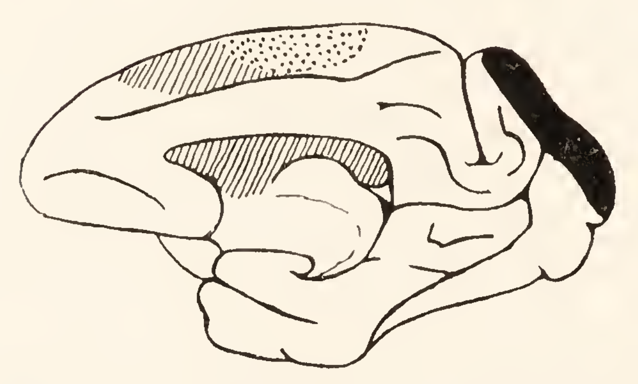


Fig. 206. — La région de la motricité volontaire (champ 4 et champ 6) et l'aire visuelle (champ 17) chez le Cercopithèque, sur les deux faces droites externe et interne du télencéphale. (D'après Brodmann.) Dans la région de la motricité volontaire, l'aire *giganto-pyramidalis* (champ 4), origine du faisceau moteur volontaire, est en pointillé ; le champ 6, qui est pour beaucoup d'auteurs le centre trophique des fibres du faisceau moteur volontaire, est en hachures ; l'aire visuelle (champ 17) est en noir ; sa partie se continuant à l'intérieur de la rétrocalcarine (Voir p. 314), n'a pu être représentée).

Cette région correspond aux deux champs de Brodmann, 4 en arrière, 6 en avant (1) (Voir fig. 206). L'écorce y est du type agranulaire. Dans cette zone d'origine des fibres motrices volontaires, les physiologistes et les cliniciens ont d'ailleurs, chez l'Homme, fixé des localisations plus précises, mais qui ne semblent pas répondre à des différences histologiques certaines ; sur la face externe de l'hémisphère

(1) Chez le *Cercoleptes*, on voit (fig. 203) que la limite de ces deux areas est le crucial, 4 étant le bras postérieur du gyrus sigmoïde et 6 son bras antérieur. Chez les Primates, il n'existe aucun sillon à la limite des deux areas : c'est à cette limite que, s'il existait, se placerait le crucial, qui est, comme l'on sait, la continuation de l'intercalaire sur la face externe.

seraient de bas en haut les centres des mouvements volontaires du larynx, de la langue, des yeux, de la face (territoires des nerfs moteurs crâniens, de la main et du bras, du pied, de la jambe, de la cuisse ; en avant du centre des mouvements de la cuisse est, dans la circonvolution frontale supérieure, le centre des mouvements volontaires du tronc ; sur la face mésiale, le lobule paracentral correspond aux mouvements de la cuisse et la partie postérieure de la circonvolution frontale supérieure, aux divers mouvements du tronc (1).

Il résulte des recherches d'Horsley et Schafer (2) chez le *Macacus sinicus* L., de Beevor et Horsley (3) chez l'Orang-Outan, surtout de Sherrington (4) chez le Chimpanzé et les autres Anthropoïdes que ces localisations seraient, dans l'ensemble, générales aux Primates.

I. *Couche moléculaire* ou *plexiforme*. — Elle est très mince et subdivisible en deux niveaux.

Le premier niveau comprend d'abord, immédiatement sous la pie-mère, une couche de cellules et de fibres névrogliques, puis un mince feutrage de fibrilles sans myéline représentant des ramifications terminales, enfin le plexus d'Exner, qui apparaît comme une pellicule de substance blanche recouvrant le cortex. Il est formé des prolongements cylindraxiles

(1) Rappelons les localisations sécrétrices décelées par Bechterew et autres dans la région de la motricité volontaire chez le Chien et chez le Chat (Voir p. 303, note 1).

(2) Horsley and Schäfer, A record of experiments upon the function of the cerebral cortex (*Trans of the Royal Society*, 1888).

(3) Beevor and Horsley, *Philosoph. Transactions*, 1890.

(4) A. S. F. Grunbaum and C. S. Sherrington, Observations on the Physiology of the cerebral cortex of the Anthropoid Apes (*Proc. Roy. Soc.*, vol. LXXII, 1903). Voir également : T. G. Brown and C. S. Sherrington, Notes on the functions of the cortex cerebri (*Proceed. Physiol. Soc.*, 15 March 1913 ; *Journ. Phys.*, vol. XLVI). — A. S. F. Leyton and C. S. Sherrington, Observations on the excitable cortex of the Chimpanzee, Orang-Utan and Gorilla (*Quarterly Journ. Exper. Physiology*, vol. XI, n° 2, 1917).

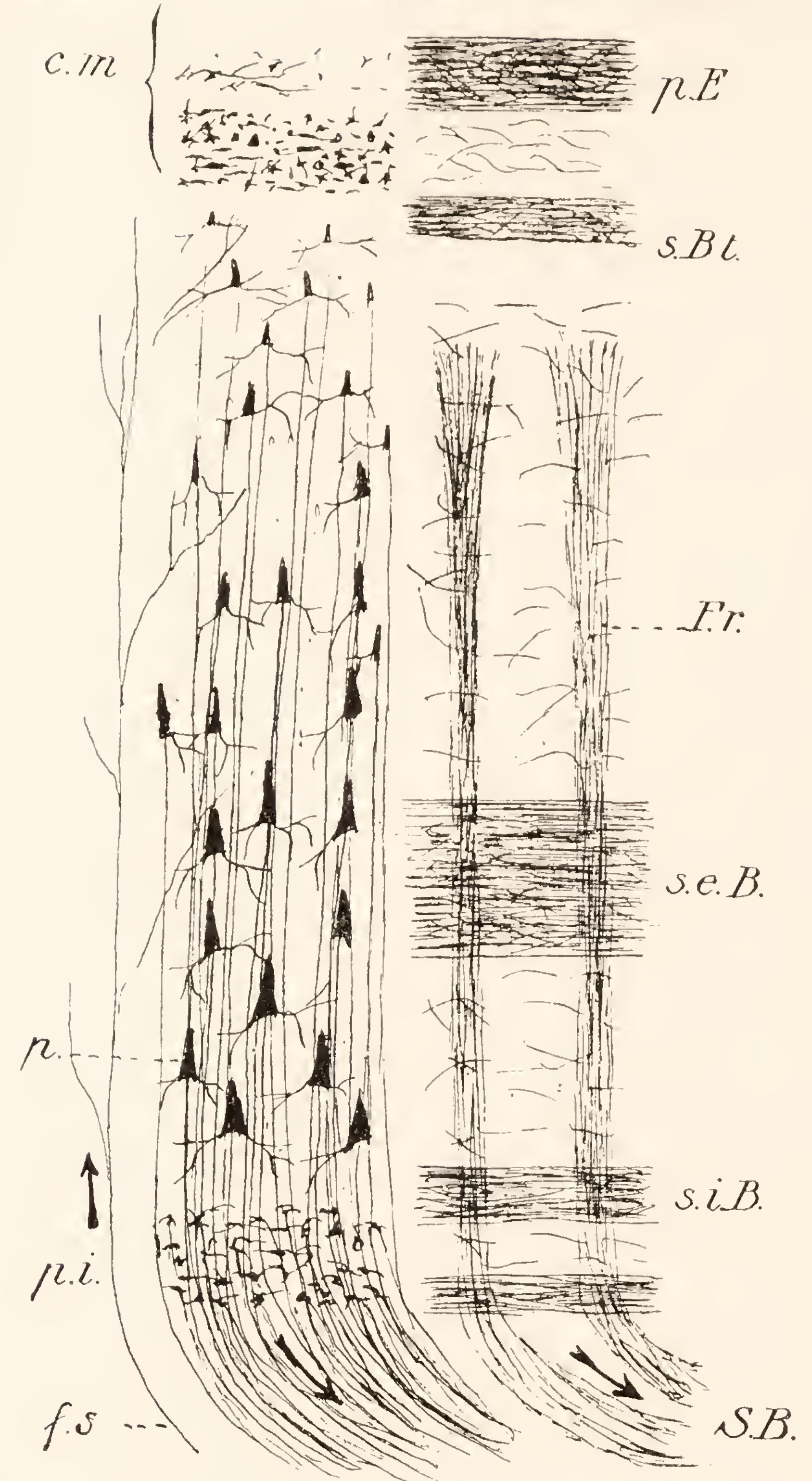


Fig. 207. — Schéma synthétique de la structure du cortex néopalléal de l'Homme (au niveau de la lèvre antérieure du sillon de Rolando). A gauche, les cellules ; à droite, les tractus de fibres blanches. — *c. m.*, couche moléculaire ; *p.*, couche des cellules pyramidales, augmentant de taille de la surface à la profondeur ; *p.i.*, couche interne des cellules polymorphes ; *f. s.*, une fibre sensitive exogène afférente, telle qu'il doit en exister à ce niveau si la région de la sensibilité générale chevauche la région motrice volontaire ; *p.* E., plexus d'Exner ; *sBt.*, strie de Bechterew ; F. *r.*, faisceau radié (axones des cellules pyramidales allant à la substance blanche) ; *s. e.* B., strie externe de Baillarger ; *s. i.* B., strie interne de Baillarger ; S. B., substance blanche.

engainés de myéline des cellules du niveau sous-jacent (cellules à direction horizontale et cellules à cylindraxe court) et des cellules de Martinotti situées dans toute l'épaisseur de la couche des cellules pyramidales et plus abondantes encore dans celle des cellules polymorphes. Les fibres du plexus d'Exner suivent un trajet parallèle à la surface. Elles sont généralement fines (cylindraxes des cellules de Martinotti) ; cependant, dans la région rolandique en particulier, on rencontre, dans le plexus d'Exner, des fibres assez volumineuses ; ce sont plus particulièrement les cylindraxes des cellules à direction horizontale et des cel-

lules à cylindraxe court contenues dans le second niveau.

Le second niveau de la couche moléculaire est quelquefois réuni avec les premières assises de la couche des cellules pyramidales sous le nom de couche externe ou superficielle des cellules polymorphes. Il est principalement constitué de cellules triangulaires ou fusiformes, à direction horizontale, c'est-à-dire parallèles à la surface de l'écorce et dont les prolongements cylindraxiles et protoplasmiques s'étendent aussi horizontalement ; leurs cylindraxes entrent, comme nous l'avons vu, pour la plupart, dans la constitution du plexus d'Exner et participent aussi, avec les dendrites des petites cellules pyramidales sous-jacentes, à la constitution d'un second plexus, la bande ou strie de Bechterew, placée à la partie la plus profonde de ce second niveau, c'est-à-dire à la limite de la couche moléculaire et de la couche des cellules pyramidales. Ces cellules horizontales sont surtout volumineuses et abondantes chez l'homme. Enfin, dans la couche moléculaire, on rencontre des cellules à cylindraxe court, de taille très variable et de forme polygonale, triangulaire ou ovoïde. De la couche moléculaire partent enfin les arborisations dendritiques des cellules pyramidales sous-jacentes.

II. *Couche des cellules pyramidales.* — Si l'on fait abstraction des éléments contenus dans la couche des cellules polymorphes et qu'il convient de regarder comme des cellules pyramidales incomplètement évoluées ou déformées, ainsi qu'il a été noté, on peut dire que les cellules pyramidales augmentent à peu près régulièrement et progressivement de taille de la superficie à la profondeur ; aussi divise-t-on quelquefois cette couche en deux niveaux ou même trois, celui des petites cellules pyramidales, celui des moyennes cellules pyramidales, celui enfin des grandes cellules pyramidales.

Les cellules pyramidales ont, partout où on les rencontre, un aspect très particulier. Comme leur nom l'indique, elles ont la forme de pyramides dont la pointe et les angles latéraux reçoivent des dendrites hérissés de saillies épineuses et dont la base donne naissance à l'axone ; le pointe est toujours tournée vers la surface et la base vers la profondeur. Les petites cellules pyramidales sont surtout associatives et commissurales, c'est-à-dire que leur cylindraxe se rend à des régions de l'écorce du même ou de l'autre hémisphère; les grandes correspondent principalement à des fibres de projection, c'est-à-dire que leur cylindraxe se rend à des noyaux gris extra-corticaux. Les dendrites latéraux viennent d'une direction horizontale ou de la profondeur ; le dendrite apical vient de la surface, c'est-à-dire de la couche moléculaire. Les axones de certaines cellules pyramidales (petites principalement) émettent, en traversant l'écorce, des collatérales dont certaines ont un trajet récurrent remontant jusqu'à la couche moléculaire; au delà de l'écorce, les axones des cellules pyramidales peuvent encore émettre des collatérales; celles-ci sont associatives ou commissurales.

De tout le neopallium, c'est, chez les Primates, le voisinage du sillon de Rolando (champ 4 de Brodmann) qui présente les cellules pyramidales de la plus grande dimension. En suivant ce sillon le long de sa lèvre antérieure, on les voit augmenter de volume de bas en haut pour atteindre leur plus grande taille au niveau du lobule paracentral (cellules pyramidales géantes de Betz) ; ces cellules géantes sont, comme il a été dit tout à la base de la couche.

Au niveau des grandes cellules pyramidales, court la strie externe de Baillarger, et, à la limite inférieure de la couche, la strie interne de Baillarger. Ces stries seraient, d'après Ramon y Cajal, en grande partie constituées des ramifica-

tions latérales des cylindraxes des cellules de Martinotti mélangées aux cellules pyramidales, mais surtout abondantes dans lacouche III.

III. *Couche des cellules polymorphes.* — Les éléments de la couche des cellules polymorphes sont de deux sortes : 1° des cellules ovales, triangulaires, étoilées, dont les dendrites arrivent de la périphérie sans pourtant partir de la couche moléculaire; leurs axones passent dans la substance blanche. Ces éléments sont souvent considérés comme des cellules pyramidales de moyenne ou de petite taille ; 2° des cellules dont le cylindraxe suit une direction opposée à celle des éléments précédents. Ces cellules sont de deux sortes : α. des cellules du type II de Golgi dont les axones non myélinisés se dirigent vers la surface ; β. des cellules de Martinotti surtout mélangées aux cellules de la première catégorie et dont les axones ascendants s'élèvent jusqu'à la couche moléculaire, participant à la constitution du plexus d'Exner.

2° *Région de la sensibilité générale osseuse, musculaire, articulaire, tactile et thermo-algésique.* — Cette région correspond à l'écorce de la circonvolution pariétale ascendante, à celle de la moitié antérieure du précuneus, à celle de l'extrémité postérieure du lobule paracentral, à celle de la partie moyenne du *gyrus callosus*. Certains auteurs admettent que la région de sensibilité générale s'étend à la circonvolution frontale ascendante, qui serait de ce fait une région sensible en même temps qu'une région motrice volontaire. Il semble pourtant qu'il y ait quelques raisons de penser que la région de la sensibilité générale est distincte de celle de la motricité volontaire et que le sillon de Rolando marque la limite des deux régions. De la région de la sensibilité générale partiraient peut-être en outre, comme des régions

visuelle, auditive, etc., de simples mouvements réflexes et automatiques.

La région de la sensibilité générale est une région granulaire, sauf dans la partie qui répond au *gyrus callosus*. Elle est surtout caractérisée par les deux particularités suivantes :

La couche des cellules pyramidales ne présente pas à son intérieur, aussi nettement que la région de la motricité volontaire, de plexus horizontal (strie externe de Baillarger). Par contre, le niveau des grandes cellules pyramidales est interrompu ici par ce que l'on appelle la couche des grains (écorce granulaire), qui est particulièrement développée chez l'Homme; sauf dans la région motrice volontaire, on la voit d'ailleurs, comme je l'ai dit, exister à peu près partout. Cette couche est composée : α. de cellules pyramidales naines dont l'axone va à la substance blanche sous-jacente, mais présente des collatérales intracorticales à direction récurrente, qui s'élèvent parfois jusqu'aux couches superficielles de l'écorce ; β. de cellules à cylindraxe court, ascendant ou horizontal, particulièrement nombreuses ; le cylindraxe de ces cellules se résout en fines arborisations entourant le corps des neurones pyramidaux (nids péricellulaires) ; ces arborisations contribuent à donner à la couche de grains la densité qu'elle possède; γ. de cellules de Martinotti.

Dans cette région parviennent aussi des fibres sensitives émanant de cellules situées en dehors du cortex néopalléal; leurs ramifications se terminent d'habitude dans la zone moyenne de la couche des cellules pyramidales, plus particulièrement dans l'assise des grains. Les cellules pyramidales géantes de Betz, motrices par excellence, manquent, bien entendu, en arrière du sillon de Rolando. La plupart des cellules pyramidales n'auraient ici qu'une signification asso-

ciative ou commissurale ; d'autres commanderaient peut-être à des mouvements automatiques instinctifs ou réflexes.

Si l'on admet que le champ de la sensibilité générale ne chevauche pas celui de la motricité volontaire, on peut se demander comment peut se produire l'excitation des neurones moteurs éloignés des neurones sensitifs.

H. Rouvière (1) qui, avec Van Gehuchten, adopte

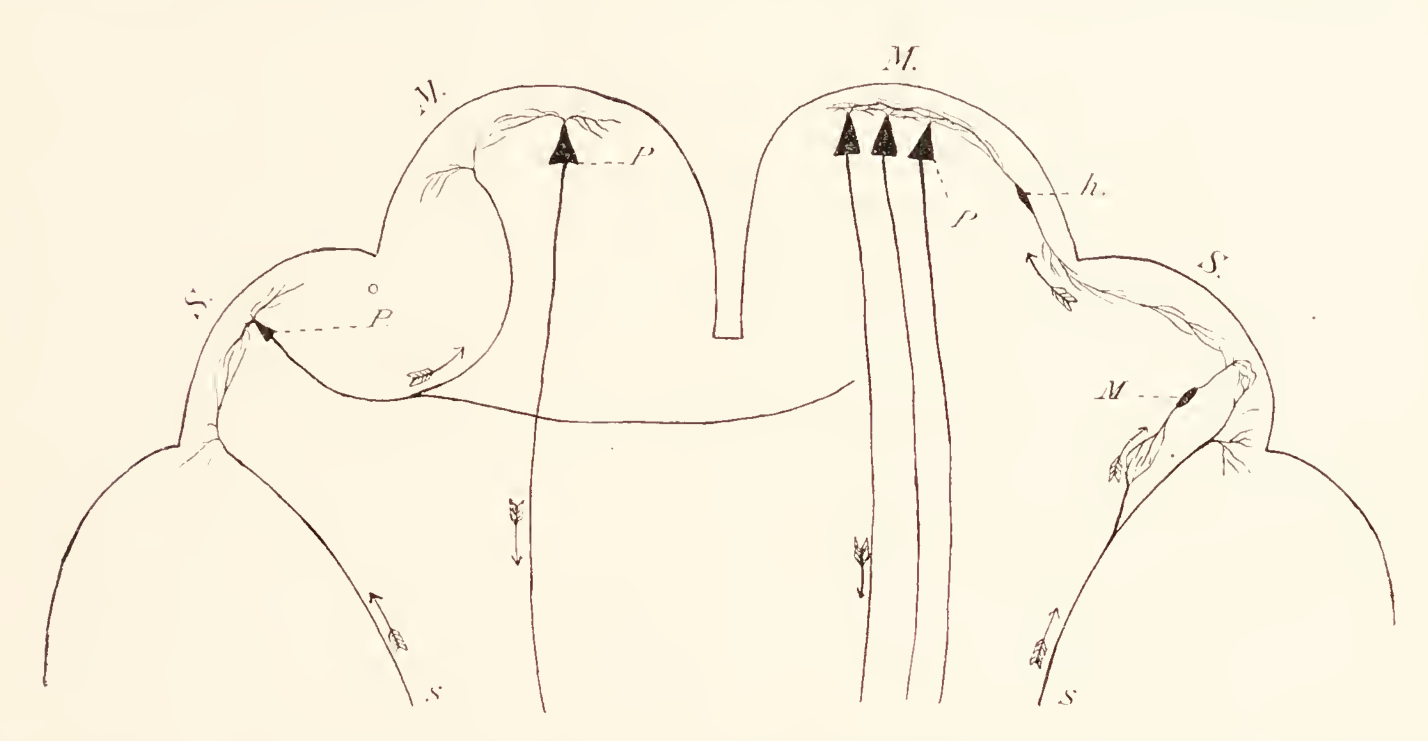


Fig. 208. — Les connexions possibles des fibres exogènes sensitives (*s.*) de la région de la sensibilité générale avec les cellules pyramidales de la région motrice volontaire. (Schéma imité de H. Rouvière.) — S., région de la sensibilité générale ; M., région de la motricité volontaire ; P., cellules pyramidales ; M., cellule de Martinotti ; *h.*, cellule horizontale.

cette opinion, a émis à ce propos une hypothèse que l'on ne peut se dispenser d'exposer. Dans les cas les plus simples, les terminaisons cylindraxiles des cellules sensorielles afférentes exogènes se mettraient en rapport, dans la couche moléculaire ou plexiforme, avec les arborisations protoplasmiques des cellules pyramidales de la région de la sensibilité générale ; les cylindraxes de ces cellules, simples voies d'association, transmettraient l'excitation aux cellules pyramidales de la

(1) H. Rouvière, Essai sur le fonctionnement de l'écorce cérébrale (*Bull. et Mém. Soc. Anthrop. de Paris*, 15 mars 1917).

région motrice volontaire soit du même hémisphère, soit, par une collatérale passant par le corps calleux, de l'hémisphère de l'autre côté. Dans les cas complexes et lorsque les mouvements nécessitent la mise en action d'un grand nombre de cellules pyramidales motrices, interviendrait l'arc sensitivo-moteur cortical indirect de CAJAL : la transmission se ferait par l'intermédiaire des cellules de Martinotti et des cellules horizontales (Voir page 309) de la couche moléculaire ou plexiforme (voir fig. 208).

3° *Région visuelle.* — Le zone de projection des fibres visuelles est très exactement définie. Elle est marquée, comme je l'ai déjà dit, par la présence de la strie de Gennari (ou ruban de Vicq d'Azyr), que l'on voit très nettement à l'œil nu sur une coupe de l'écorce tout aussi bien, sauf exception (le Lapin, par exemple), sur la face interne que sur la face externe de l'hémisphère. La strie de Gennari n'est autre chose que la strie externe de Baillarger épaissie. Sur la face interne du neopallium des Primates, cette strie s'étend tout le long de la rétrocalcarine, en tapissant le fond ; chez l'Homme elle s'étend de part et d'autre de ses bords, étant généralement limitée en haut et en bas par deux petits sillons (*limitantes superior et inferior areae striatae*) ; chez les Singes, ces sillons sont situés à l'intérieur même de la rétrocalcarine, et la zone visuelle ne parvient pas à la surface. Plus en avant, la zone visuelle est limitée antérieurement par la calcarine vraie (*limitans anterior areae striatae* ou *praestriatus*) que nous avons

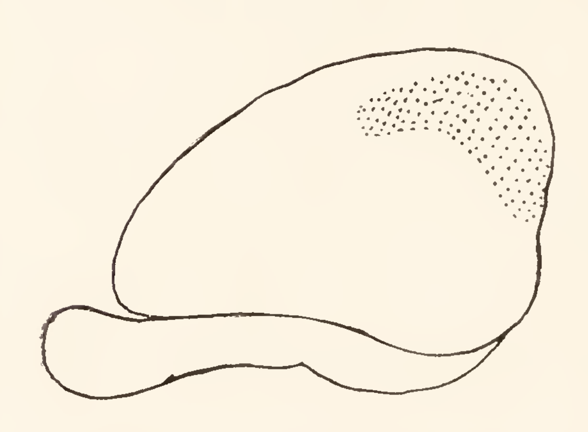


Fig. 209. — La zone striée (champ 17, en pointillé), chez le Lapin domestique développée seulement sur la face externe (face externe gauche). (Imitée de BRODMANN.)

vue n'être bien développée que chez l'Homme et les Lémuriens, alors qu'elle est très courte et invisible à la surface chez les Singes. La calcarine marque de même, chez les non-Primates, lesquels sont dépourvus de rétrocalcarine, puisqu'ils n'ont pas de lobe occipital, la limite antérieure de la zone visuelle sur la face interne.

Sur la surface externe, la zone visuelle correspond chez les Primates à tout le territoire que limite en avant la lèvre postérieure du *lunatus* (bord antérieur de l'opercule occipital), s'arrêtant plus exactement à quelques millimètres en arrière de ce bord, et en bas l'occipital inférieur. L'occipital supérieur est contenu à l'intérieur de la zone visuelle (Voir p. 260 à 264).

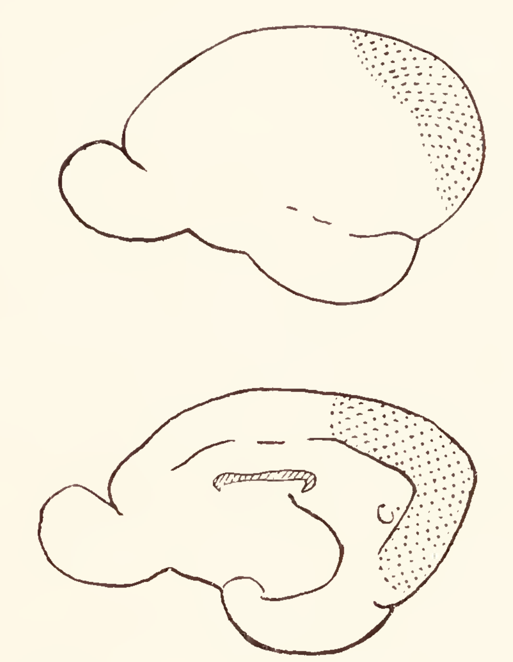


Fig. 210. — La zone striée (champ 17, en pointillé) chez le *Pteropus Edwardsii* E. Geoffr. Face externe gauche, en haut ; face interne droite, en bas. — *c.*, calcarine. (Imitée de Brodmann.)

Cette région corticale qui répond au champ 17 de Brodmann est, au point de vue structure, du type de celle de la sensibilité générale (écorce granulaire), mais en diffère pourtant par ceci :

1° La visibilité très nette à l'œil nu de la strie externe de Baillarger (strie de Gennari). Cette strie est surtout constituée par les ramifications des cylindraxes des cellules à cylindraxe ascendant (cellules de Martinotti) contenues dans l'assise des grains et surtout dans l'assise qui lui est sous-jacente et aussi par les cylindraxes de cellules contenues dans le corps genouillé externe et dans le pulvinar.

2° L'existence, dans l'assise des grains intercalée, comme nous l'avons vu, dans la couche des cellules pyramidales, et

ceci surtout à la superficie, d'un très grand nombre de cellules étoilées géantes qui sont caractéristiques du centre visuel. Ces cellules diminuent de taille de la superficie à la profondeur. Leurs dendrites viennent de toutes les directions, étant le plus souvent horizontaux; aucun d'eux ne provient de la couche moléculaire. Leur cylindraxe se rend à la substance blanche sous-jacente après avoir fourni, en traversant les couches profondes de l'écorce, d'assez nombreuses collatérales horizontales. Ces cellules étoilées géantes ont la signification de cellules pyramidales; mais leur rôle est associatif. On rencontre encore, dans la couche des grains, des cellules pyramidales de dimension moyenne qui y ont émigré.

3° L'existence dans l'assise sous-jacente à l'assise des grains d'éléments à cylindraxes ascendants et arqués et qui sont disposés en deux couches entre lesquelles se trouve une couche de cellules pyramidales géantes typiques; les cylindraxes ascendants de ces cellules se terminent soit dans la couche des grains, soit dans les assises superficielles de la couche des cellules pyramidales, où ils entrent dans la composition de la strie de Gennari.

Les fibres à myéline de cette région sont donc, les unes descendantes (cylindraxes des grandes cellules étoilées et des cellules pyramidales proprement dites), les autres ascendantes (cylindraxes des cellules de Martinotti à cylindraxe ascendant et cylindraxes volumineux des cellules du corps genouillé externe et du pulvinar); ce sont ces fibres ascendantes qui constituent surtout la strie de Gennari. Les terminaisons des cylindraxes des cellules du corps genouillé externe et du pulvinar s'articulent avec les éléments de la couche des grains (cellules à cylindraxe court), qui se trouvent être ainsi des relais entre les fibres visuelles afférentes et les cellules pyramidales.

4° *Région auditive.* — Cette région occupe le tiers moyen de la première circonvolution temporale (champs 41 et 42 de Brodmann), principalement sa lèvre supérieure au voisinage de l'*insula*, laquelle a d'ailleurs à peu près la même structure (Cajal). Cette structure est voisine de celle de l'écorce visuelle (écorce granulaire). Sa principale caractéristique consiste en la présence de cellules particulières, découvertes par Cajal et qui ont un certain rapport avec les grandes cellules étoilées du centre visuel. On les rencontre à partir des premières cellules pyramidales à tous les niveaux de l'écorce, mais surtout dans les couches profondes. Ce sont de grosses cellules, fusiformes ou triangulaires, dont les dendrites partent d'un niveau toujours inférieur au plexus superficiel. Leurs cylindraxes plus gros que ceux des cellules pyramidales géantes entrent dans la constitution de la substance blanche sous-jacente et ont un rôle associatif.

Les cylindraxes ascendants forment dans cette région, et particulièrement dans la couche des grains, un lacis très enchevêtré.

5° *Région frontale.* — Cette région est celle qui se trouve située aussi bien sur la face externe que sur la face mésiale, en avant de la région de la motricité volontaire. Semblant absente ou à peu près absente chez les Marsupiaux, les Édentés et les Insectivores, elle est très développée chez les Primates et plus particulièrement chez l'Homme où, d'après Brodmann, elle représenterait 29 p. 100 de la surface totale du cerveau, n'en représentant que 16,9 chez le Chimpanzé, 11,3 chez les Macaques, 8,3 chez les Lémuriens, 6,9 chez le Chien, 3,4 chez le Chat et 2,2 chez le Lapin. C'est, sauf en ce qui concerne la partie antérieure du *gyrus callosus*, une région granulaire, c'est-à-dire que la couche des cellules pyramidales y contient une couche de grains. La strie externe de Baillarger

y est nettement distincte. Bien qu'on la considère comme de fonction intellectuelle, étant donnée l'importance qu'y prennent les fibres associatives, il faut noter que cette région contient pourtant quelques petits segments dont l'excitation provoque des mouvements des yeux et des oreilles. C'est aussi dans cette région que l'on place (circonvolution frontale inférieure — champs 44, 45 et 47 de BRODMANN), chez l'Homme, le centre d'émission du langage (centre de Broca), dont la valeur a été si fortement contestée en ces dernières années (1).

Pour beaucoup d'auteurs, au surplus, il n'existe pas une région déterminée de l'écorce constituant le siège du psychisme supérieur. ROUVIÈRE (2) estime que celui-ci appartiendrait aux couches superficielles de l'assise pyramidale, qui, au cours de l'ontogénie individuelle, ne se développent que tardivement, le psychisme inférieur appartenant au contraire aux couches profondes de cette assise et à celle des cellules polymorphes dont le développement est beaucoup plus précoce (3). Il semble que l'on puisse adopter une opinion moyenne : le psychisme supérieur aurait son siège dans le cortex tout entier ; mais la région frontale aurait pourtant une signification particulièrement intellectuelle.

VII. — Le système conducteur du neopallium et le trajet des voies néopalléales.

J'ai cru devoir faire du système conducteur du neopallium l'objet d'un seul et unique paragraphe. Avec le système

(1) Voir notamment et surtout : Pierre MARIE, Travaux et mémoires (t. Ier, Paris, Masson, 1926). La première partie, « l'Aphasie » (p. 3 à 181), est la réimpression de tous les mémoires que l'auteur a consacrés à cette question.

(2) H. ROUVIÈRE, *loc. cit.*

(3) On sait que, chez les Batraciens (Voir p. 299), il n'existe de cellules pyramidales qu'au niveau le plus profond et qu'elles ont toutes l'aspect de cellules polymorphes.

conducteur du rhinencéphale, j'en avais usé tout autrement. en traitant au cours de deux paragraphes, l'un se rapportant aux non-Primates, l'autre aux Primates.

Le principal motif de ma manière de faire actuelle est que le système conducteur du neopallium est, en ce qui concerne ses grandes lignes, du même type général chez les Primates et chez les non-Primates, du moins lorsque ceux-ci sont euthériens. Chez les Métathériens et les Protothériens, c'est-à-dire les Marsupiaux et les Monotrèmes, il présente en effet d'assez importantes différences dont j'ai rapidement signalé quelques-unes, et dans la mesure où il m'a été possible de le faire, étant données les lacunes de nos connaissances actuelles, lorsque j'ai traité des commissures (Voir chap. III, p. 191 et suiv.).

On comprend par voies conductrices du neopallium l'ensemble des cylindraxes qui en partent ou qui y aboutissent. Elles sont constituées : 1° de cylindraxes émis par des cellules contenues dans des masses de substance grise qui dépendent de parties de l'axe cérébro-spinal autres que le neopallium et finissent dans le cortex de ce dernier ; ce sont les voies de projection centripètes, ascendantes, afférentes ou sensibles ; 2° de cylindraxes partant de cellules du cortex néopalléal et aboutissant à des masses de substance grise extra-néopalléales : ce sont les voies de projection centrifuges, descendantes, afférentes, ou, pour la plupart, motrices (1); 3° de cylindraxes (ou de collatérales) partant de cellules du cortex et se mettant en connexion avec les prolongements protoplasmiques d'autres cellules du cortex dans le même hémisphère : ce sont les voies d'association : 4° de cylindraxes (ou de collatérales) partant de cellules du cortex et se mettant en connexion avec les prolongements

(1) Il ne faut pas oublier, en effet, que les voies descendantes peuvent être aussi sécrétrices.

protoplasmiques d'autres cellules du cortex dans l'hémisphère opposé; ce sont les voies commissurales, qui peuvent être d'ailleurs considérées comme de simples variétés des voies d'association (Voir fig. 211).

Les cylindraxes constituant le système conducteur sont en totalité (si l'on tient compte des voies d'association intracorticales, voir fig. 208), ou au moins en partie, situés dans le cortex néopalléal. La substance blanche sous-jacente à ce cortex est tout entière constituée de voies conductrices, puisqu'elle est composée de prolongements cylindraxiles, ceux-ci ayant le caractère d'être engainés de myéline.

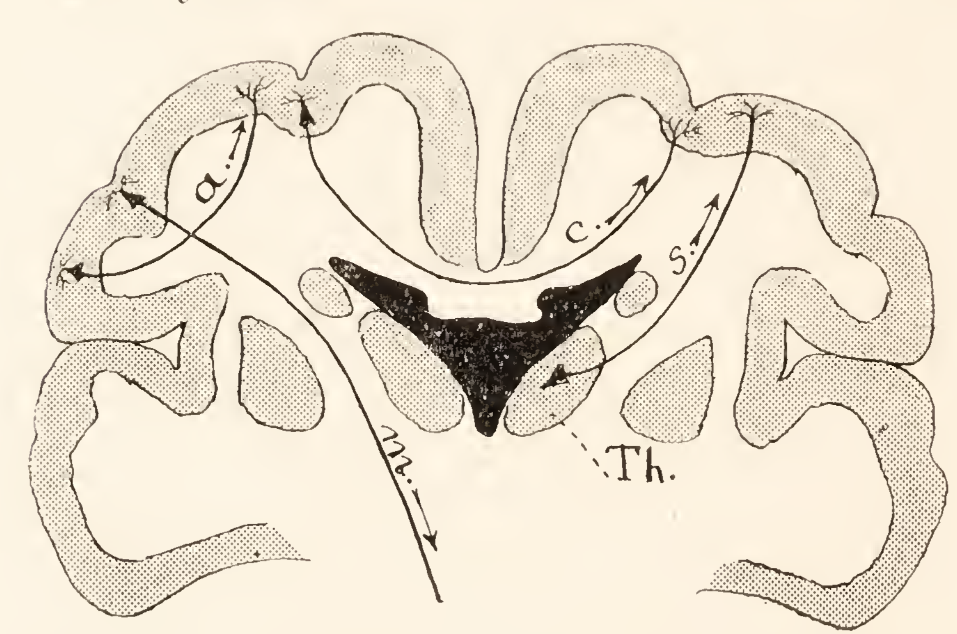


Fig. 211. — Schéma des diverses voies conductrices néopalléales. — *m.*, voie motrice passant par la capsule interne ; *s.*, voie sensitive passant par la capsule interne ; *a.*, voie d'association ; [les voies d'association uniquement intracorticales comme celles qu'assurent par exemple les cellules de Martinotti et les cellules horizontales (Voir fig. 208) ne sont pas représentées ici] ; *c.*, voie commissurale (le plus souvent représentée par des collatérales de cylindraxes de cellules associatives) ; *Th.*, thalamus. La cavité ventriculaire est en noir. Coupe au niveau des trous de Monro.

Dans la substance blanche du cerveau, on a, en se plaçant au simple point de vue topographique d'ensemble, donné des noms à un certain nombre de régions distinguées.

On appelle *centrum semi-ovale* la masse de substance blanche que l'on aperçoit dans chaque hémisphère entourée de substance grise, lorsque l'on fait une coupe horizontale du cerveau au-dessus du corps calleux (Voir fig. 212). Le *centre ovale de Vieussens*, visible dans la coupe dite de VIEUSSENS,

qui passe en plein corps calleux parallèlement à la précédente, est constitué par les deux centres semi-ovales se trouvant réunis ici par la substance blanche du corps calleux.

On appelle *capsule interne* la masse de substance blanche que l'on distingue sur les coupes horizontales du cerveau passant au-dessous de la voûte du corps calleux par son extrémité antérieure (genou) et son extrémité postérieure (*splenium*), entre le noyau lenticulaire et l'extrémité antérieure du noyau caudé d'une part, le thalamus d'autre part. La capsule interne présente sur cette coupe deux bras, l'un antérieur, entre la face postéro-externe du noyau caudé et la face antéro-interne du noyau lenticulaire (*bras lenticulo-caudé*), l'autre postérieur entre le thalamus et la face postéro-interne du noyau lenticulaire (*bras lenticulo-optique* et *rétrolenticulaire*). Ces deux bras s'articulent à angle obtus suivant une région qu'on appelle le *genou* et qui touche par sa convexité au ventricule diencéphalique. La capsule interne est tout entière constituée de fibres de projection ascendantes et descendantes. En bas, ces fibres contribuent à la constitution des pédoncules cérébraux ; en haut, mélangées aux fibres commissurales du corps calleux, elles constituent ce que l'on appelle la *couronne rayonnante de Reil* (Voir fig. 213 et 217).

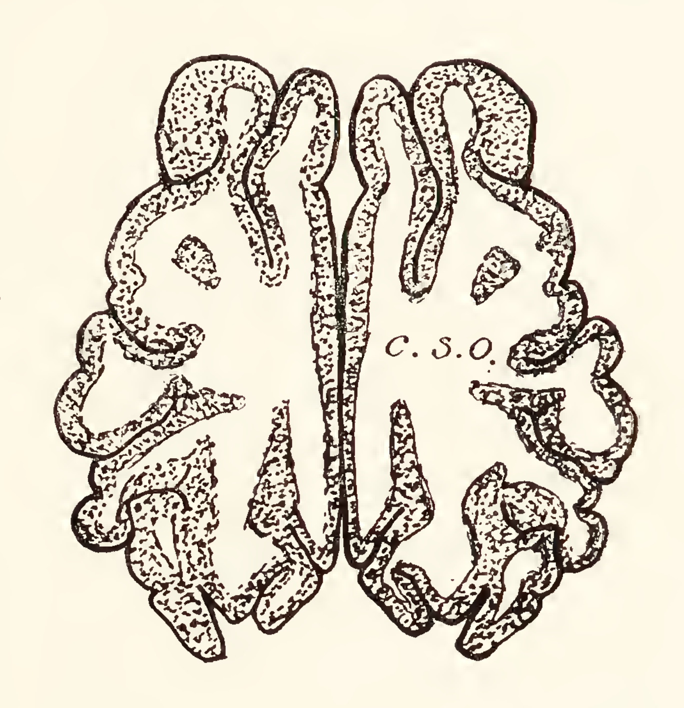


Fig. 212. — Le centrum ovale (*c. s. o.*) chez le Mouton domestique (nº 1924-100). 4/5 de grandeur naturelle.

On appelle *capsule externe* la lame de substance blanche qui existe entre la face externe du noyau lenticulaire et le *claustrum* (avant-mur) (Voir fig. 213 et 216).

On appelle *capsule extrême* la lame de substance blanche qui existe entre le claustrum et le cortex de la partie antérieure du territoire central (*insula*) (Voir fig. 213 et 216). La capsule externe et la capsule extrême sont en majeure partie constituées de fibres d'association courtes.

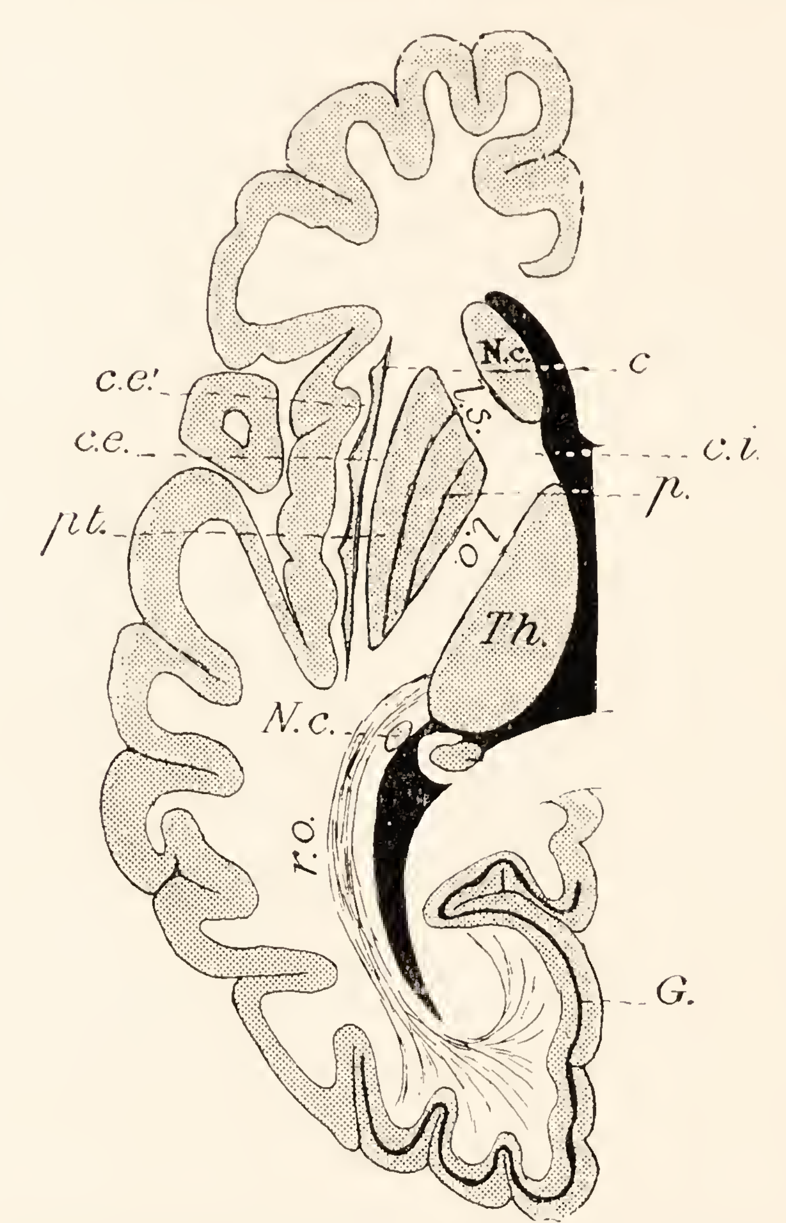


Fig. 213. — Coupe horizontale de l'hémisphère gauche au niveau de la capsule interne chez l'Homme. — G., strie de Gennari (accentuation, dans le champ 17 de Brodmann, de la strie externe de Baillarger) ; *r. o.*, radiations optiques ; N. *c.*, noyau caudé ; T*h.*, thalamus ; *p.*, *globus pallidus* ; *pt.*, *putamen* ; *c. e.*, capsule externe ; *c. e'.*, capsule extrême ; *c.*, *claustrum* ; *c. i.*, capsule interne ; *l. s.*, bras lenticulo-caudé ou lenticulo-strié ; *l. o.*, bras lenticulo-optique. Moitié grandeur naturelle.

Il va de soi que les capsules interne, externe et extrême sont également visibles, mais avec des aspects différents sur des coupes coronales du cerveau (Voir fig. 216).

Certains faisceaux portent aussi des noms particuliers dont nous aurons à nous servir ; nous nous bornerons à citer ici le tractus optique de Gratiolet, qui, ne faisant pas partie de la capsule interne, est situé en arrière d'elle (Voir fig. 213, *r.o.*), l'anse pédonculaire et son faisceau supérieur, l'anse lenticulaire, situés au-dessous des noyaux gris centraux (Voir p. 328 et fig. 216).

C'est surtout chez l'Homme que les voies de conduction du neopallium ont été bien étudiées.

1. — Voies de projection.

Pour ne pas sortir du cadre que je me suis tracé, j'abandonnerai les voies de projection descendantes dès aussitôt qu'elles sortent du télencéphale, et je ne suivrai les voies de projection ascendantes qu'à partir du moment où elles y entrent.

α. — Voies descendantes.

1° *Voies de la motricité volontaire.* — Il existe deux grandes voies de la motricité volontaire : la voie cérébro-médullaire et cérébro-bulbaire, qui est dite principale, et la voie cérébro-cérébello-médullaire, ou encore temporo-occipito-protubérantielle, qui est dite accessoire.

a. *Voie principale* (Voir fig. 214). — C'est celle dont, à propos de la structure de l'écorce, nous avons indiqué la localisation d'origine en avant de la scissure de Rolando chez les Primates et dans le gyrus sigmoïde chez les Carnassiers.

Les seules cellules originelles de cette voie sont, semble-t-il, les cellules pyramidales gigantesques de l'area 4 de Brodmann (cellules de Betz), les petites cellules pyramidales correspondant surtout à des voies d'association (Voir p. 310).

Les cylindraxes de ces cellules originelles se rassemblent en un gros faisceau qui traverse le centrum semi-ovale, puis la capsule interne, où il se divise en deux branches, l'une occupant le genou, c'est le faisceau cérébro-bulbaire (*tractus cortico-bulbaris*), encore appelé faisceau géniculé en raison de sa situation dans la capsule interne, et l'autre occupant le segment lenticulo-optique, c'est le faisceau cérébro-médullaire (*tractus cortico-spinalis*) ou faisceau pyramidal (Voir fig. 217) ; dans

la capsule interne, il mêle ses fibres aux fibres ascendantes de la sensibilité générale (faisceau sensitif de Reil) (1).

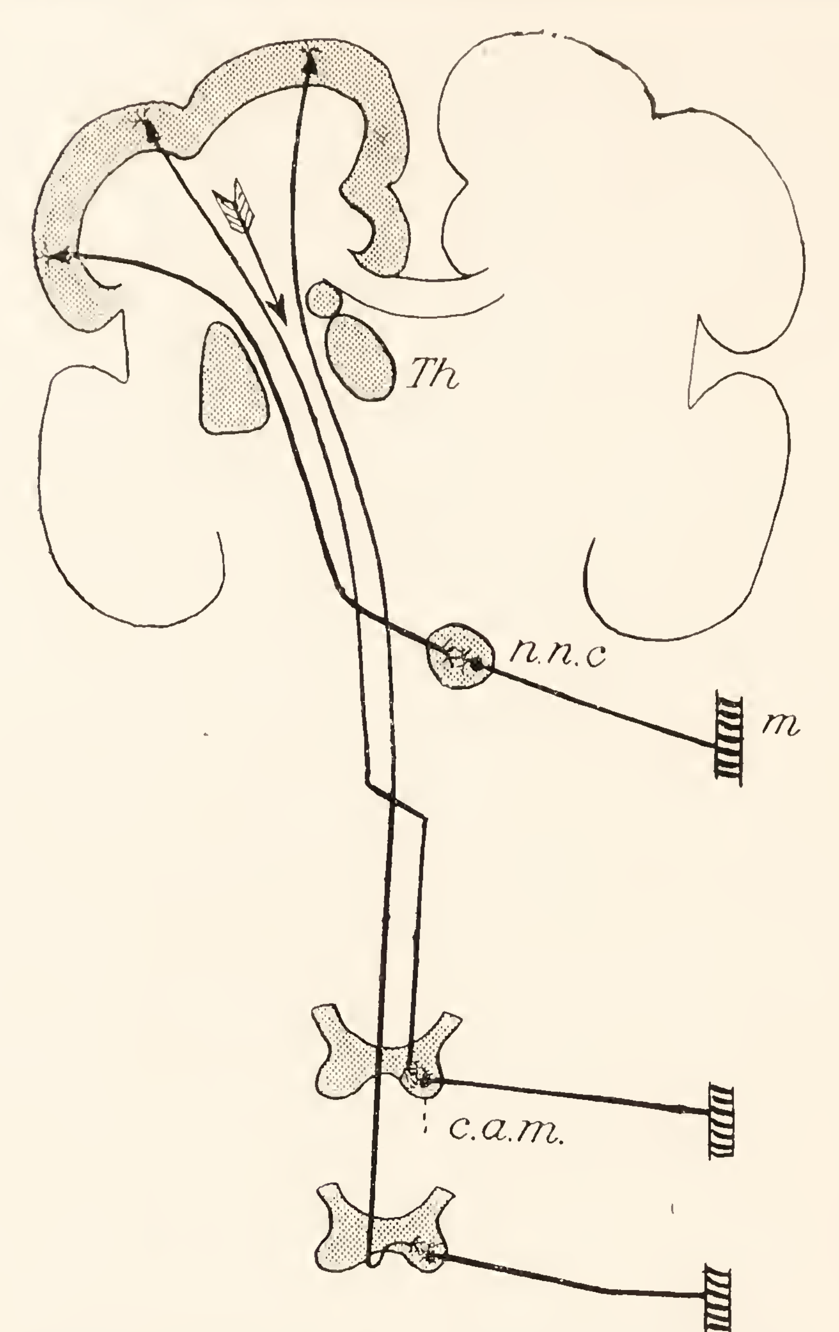


Fig. 214. — Schéma de la voie motrice volontaire principale. — *Th.*, thalamus ; *n. n. c.*, noyau d'origine d'un nerf cranien ; *c. a. m.*, corne antérieure de la moelle ; *m.*, muscle. De haut en bas, à leur terminaison : faisceau géniculé ; faisceau pyramidal croisé ; faisceau pyramidal direct ou de Türck ayant sa décussation dans la commissure antérieure de la moelle. L'origine de ces faisceaux à l'écorce est placée arbitrairement.

Le faisceau géniculé comprend les fibres qui vont aux noyaux des nerfs moteurs crâniens, c'est-à-dire des nerfs qui commandent aux mouvements volontaires de la face, du larynx et de la langue (région d'origine à la partie inférieure de la circonvolution frontale ascendante) ; le faisceau pyramidal comprend les fibres qui commandent aux mouvements volontaires des membres et du tronc (région d'origine représentée par le reste du champ de la motricité volontaire). De la capsule interne, le faisceau pyramidal gagne le pédoncule cérébral, la protu-

(1) Comme ceux des voies sensitives, ainsi que nous le verrons (p. 329), les cylindraxes des voies motrices abandonnent au passage quelques collatérales au corps strié (Voir p. 346).

bérance annulaire (partie ventrale), le bulbe (face antérieure) et s'étend jusqu'à la terminaison de la moelle.

Les axones qui constituent la voie principale de la motricité volontaire (*tractus cortico-bulbaris* et *tractus cortico-spinalis*) 'articulent par leurs extrémités avec les prolongements protoplasmiques des cellules qui forment les noyaux d'origine des nerfs moteurs, soit dans le tronc cérébral (noyaux d'origine des nerfs moteurs crâniens), soit dans la moelle (noyaux d'origine des nerfs moteurs rachidiens-cornes antérieures). Cette voie motrice principale diminue donc de volume à mesure qu'elle se poursuit, puisque, chemin faisant, certains axones s'articulent avec les cellules des noyaux moteurs crâniens et rachidiens. Ce sont les fibres restantes de cette voie qui constituent, le bulbe rachidien dépassé, les faisceaux pyramidaux croisé et direct (faisceau de Türck) (1), que l'on ne peut étudier qu'à propos du myélencéphale et de la moelle.

b. *Voie accessoire.* — Cette voie motrice, dont la caractéristique serait de faire un détour cérébelleux, est mal connue.

(1) Les fibres du faisceau pyramidal appelé direct croisent la ligne médiane le long de la commissure de la moelle et se ramifient dans la corne antérieure du côté opposé ; celles du faisceau pyramidal appelé croisé se croisent en bloc à la limite du bulbe et de la moelle (point de décussation des pyramides) ; d'où il s'ensuit, puisque les fibres du faisceau géniculé se croisent aussi, que toutes les fibres de la voie motrice principale sont croisées. Ceci ne veut cependant pas dire qu'un influx nerveux parti d'une cellule pyramidale donnée du cortex actionne toujours et nécessairement une fibre musculaire située de l'autre côté du corps. Il en est ainsi dans la plupart des cas ; il en est toujours ainsi pour les nerfs rachidiens ; c'est également le cas du nerf moteur oculaire externe et du nerf pathétique : mais on sait que le nerf moteur oculaire commun droit ou gauche, pour se borner à ce seul exemple, est composé de fibres qui viennent à la fois du noyau d'origine droit et du noyau d'origine gauche, ce qui fait qu'une fibre du muscle droit interne de l'œil du côté droit, par exemple, peut recevoir son influx nerveux d'une cellule pyramidale également située du côté droit.

Au surplus, il ne faut pas oublier que Lenhossek et Ziehen admettent, dans le faisceau pyramidal direct (faisceau de Türck), la présence de fibres vraiment directes. Cajal et Long, contredits d'ailleurs par Frey, vont même plus loin : pour eux, il n'existerait pas de décussation du faisceau pyramidal direct dans la commissure blanche de la moelle.

On ne sait au juste où sont les cellules du premier neurone dont elle est constituée. Dejerine les place dans les mêmes régions que celles de la voie motrice principale. Mais d'autres auteurs pensent qu'elles sont situées dans l'écorce de la deuxième et de la troisième circonvolution temporales, ainsi que dans la région qui les prolonge en arrière et qu'on considère comme dépendant du lobe occipital. C'est pour cette raison que cette voie motrice est souvent appelée voie temporo-occipito-protubérantielle.

Les axones de ces cellules traversent la capsule interne passant probablement par le bras lenticulo-optique et le pédoncule cérébral occupant le cinquième externe de son pied (faisceau de Meynert). Pénétrant dans le pont de Varole, ils s'articulent avec les prolongements d'un second neurone à partir duquel nous n'avons pas à les poursuivre.

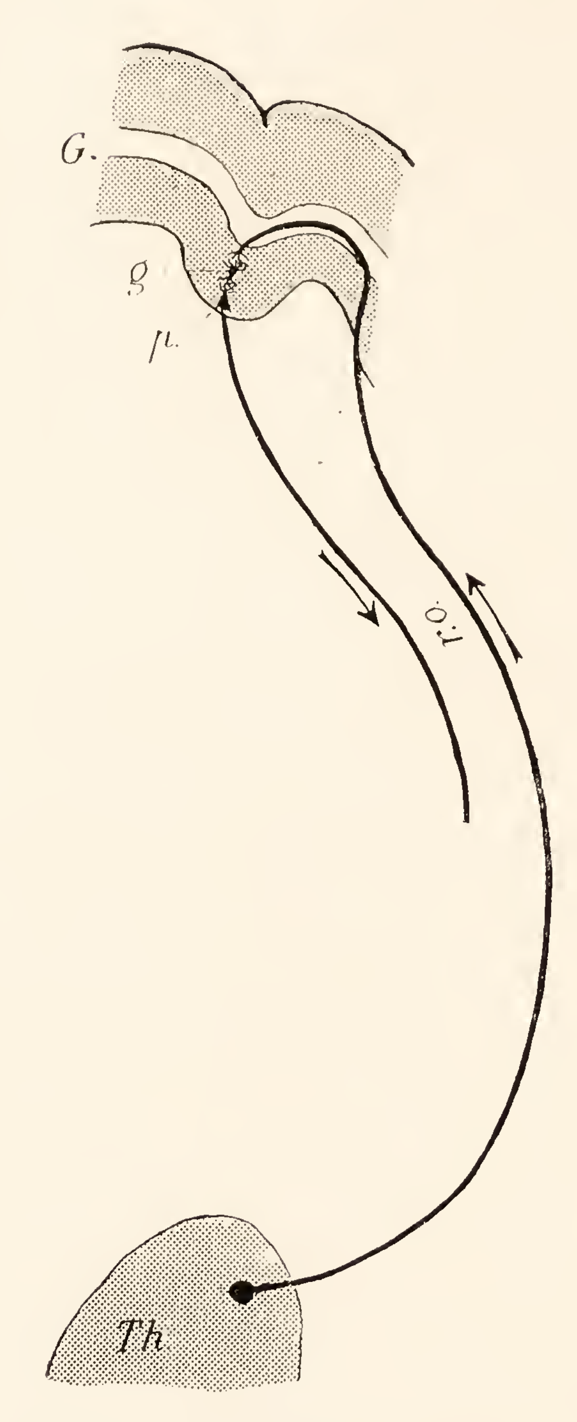


Fig. 215. — Schéma des voies optiques dans le télencéphale. — *Th.*, thalamus ; *r. o.*, radiations optiques ; G., strie de Gennari ; *g.*, grain ; *p.*, cellule pyramidale. Le sens de la conduction est indiqué par des flèches.

2° *Voie motrice du centre visuel.* — L'origine de cette voie paraît être les grandes cellules pyramidales au niveau desquelles se place la strie de Gennari. Les cylindraxes de ces cellules passent par les radiations optiques, où ils se mêlent aux fibres sensitives venues du corps genouillé externe et du pulvinar;

de là les uns passent aux tubercules quadrijumeaux antérieurs, les autres dans le faisceau temporo-occipito-protubérantiel qui se rend dans les noyaux du pont de Varole ; d'autres enfin se mêlent (chez les Singes d'après Bonnet) à la voie pyramidale et descendent avec elle jusqu'à la moelle.

Cette voie motrice, encore mal connue, serait une voie réflexe correspondant vraisemblablement à des positions du globe oculaire et même à des positions de la tête en rapport avec la vision.

3° *Voie motrice du centre auditif.* — Cette voie correspondant également à des mouvements réflexes, ceux par exemple du pavillon de l'oreille généralement disparus et en tout cas toujours très réduits chez l'Homme, peut-être aussi à certains mouvements des yeux ou des paupières en rapport avec l'audition, est constituée par les cylindraxes des cellules pyramidales du centre cortical auditif (Voir p. 317). On en ignore le trajet : certains pensent qu'elle se rendrait aux tubercules quadrijumeaux antérieurs. On a aussi émis l'hypothèse qu'elle ferait partie de la voie motrice accessoire (temporo-occipito-protubérantielle).

En résumé, des trois grandes voies motrices du neopallium, seule la première est volontaire, les deux autres étant réflexes. Encore est-il que les réflexes cutanés (plantaire, crémastérien, abdominaux) passent par la voie pyramidale.

A propos des voies descendantes, il reste encore à mentionner le faisceau fronto-pontique et thalamique, dont on ignore les fonctions. Les deux tractus fronto-pontique et fronto-thalamique, dont il est composé, prennent naissance dans la région préfrontale. Ses fibres passent dans le bras antérieur de la capsule interne, gagnant ensuite, la plu-

part, le pont de Varole, quelques-unes le thalamus. A ce système de fibres on rattache quelquefois le faisceau striato-thalamique, qui prend naissance dans le noyau caudé et le noyau lenticulaire (putamen) pour gagner ensuite le thalamus et la région hypothalamique passant par l'*anse lenticulaire* (*ansa*

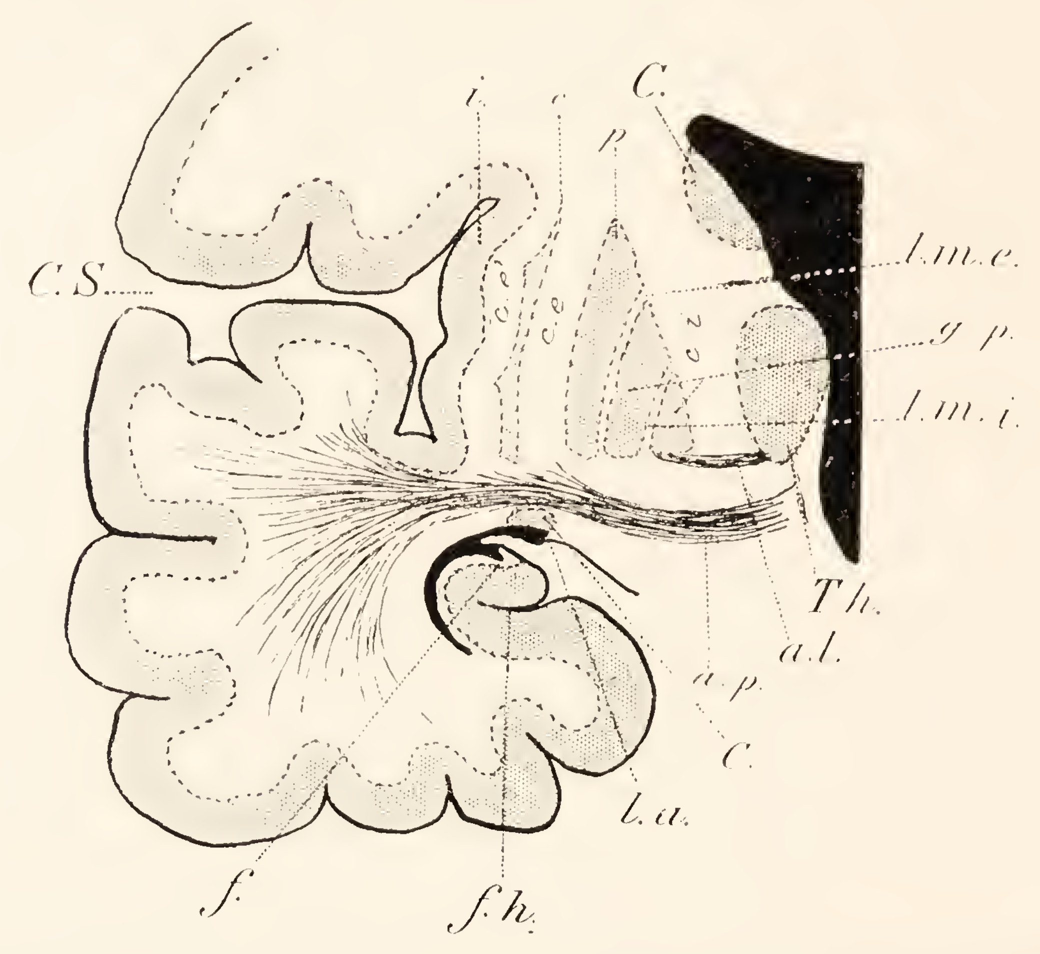


Fig. 216. — Coupe coronale de la moitié ventrale de l'hémisphère gauche de l'Homme (demi-schématique) pour montrer l'anse lenticulaire (*a. l.*) et l'anse pédonculaire (*a. p.*). — C. S., complexe sylvien ; *i.*, *insula* ; *c.*, *claustrum* ; *c. e.*, capsule externe ; *c. e'.*, capsule extrême ; *p.*, *putamen* ; *g. p.*, *globus pallidus* ; *l. m. e.*, lame médullaire externe ; *l. m. i.* lame médullaire interne ; *c. i.*, capsule interne ; C., noyau caudé ; T*h.*, thalamus ; *l. a.*, *lamina affixa* ; *f. h.*, *fissura hippocampi* ; *f.*, *fornix* (en coupe). La substance grise est en grisé, les cavités ventriculaires en noir. G. N.

lenticularis), qui représente la partie supérieure de l'anse pédonculaire, dont tout à l'heure il sera question. Notons, aussi, que MARINESCO a signalé qu'il existait des fibres qui, provenant de l'écorce frontale, se termineraient dans le noyau caudé.

En outre, de toute l'écorce néopalléale, et non pas seulement de la région préfrontale, partent des fibres se rendant au tha-

lamus (voies cortico-thalamiques); celles qu'émettent la région temporale et l'*insula* passent par l'*anse pédonculaire* de Gratiolet (*ansa peduncularis*), gros faisceau de fibres blanches passant entre le noyau lenticulaire et la queue du noyau caudé et l'amygdale (Voir fig. 216).

β. — Voies ascendantes.

1° *Voies de la sensibilité générale.* — On admet que les impressions de la sensibilité générale ostéo-musculo-articulaire, tactile et thermo-algésique reçues par la région du cou, du tronc et des membres sont transmises par des voies différentes pour la sensibilité profonde et la sensibilité superficielle, mais que nous n'avons pas à examiner ici, au thalamus (diencéphale) du côté du corps opposé à celui dont elles partent ; de là, elles sont conduites par les prolongements cylindraxiles des cellules thalamiques à l'écorce de la circonvolution pariétale ascendante, à celle de la moitié antérieure du *precuneus*, à celle de l'extrémité postérieure du lobe paracentral et de la partie moyenne du *gyrus callosus*. Rappelons que beaucoup d'auteurs admettent (Voir p. 302 et 303, p. 306, p. 311) que la région corticale de la sensibilité générale empiète au delà du sillon de Rolando sur la région de la motricité volontaire. La réunion de tous les axones de cette voie passe, avant de parvenir au cortex, dans le bras lenticulo-optique de la capsule interne, y constituant le faisceau sensitif ou faisceau (ou ruban) de Reil, qui abandonne au passage quelques collatérales au corps strié. Les éléments de ce faisceau sont d'ailleurs, comme on l'a vu, dans la capsule interne mêlés à des voies descendantes (Voir p. 324).

Dans les régions corticales où ils aboutissent, les prolongements cylindraxiles des cellules thalamiques ne dépassent

guère l'assise des grains ; ils participent à la constitution de la strie externe de Baillarger, ainsi qu'à celle des deux plexus sous-jacents.

On peut admettre qu'à ce niveau les cylindraxes se mettent directement en rapport avec les prolongements protoplasmiques soit des cellules pyramidales de taille relativement grande et qui commanderaient des mouvements automatiques ou réflexes, soit des cellules pyramidales de taille plus petite et qui auraient un rôle simplement associatif. Ce serait dans ces cellules que la sensation reçue deviendrait une perception. Dans le cas où l'articulation se ferait avec les prolongements protoplasmiques de cellules pyramidales de valeur associative, les prolongements cylindraxiles de celles-ci conduiraient la sensation dans la zone motrice volontaire du même côté et aussi par des collatérales dans celle de l'autre côté.

Mais, ainsi que le fait remarquer Rouvière dans son essai sur le fonctionnement de l'écorce cérébrale (1), et comme nous l'avons déjà dit (Voir p. 313 et 314), certains mouvements exigent, en raison de leur complication même, la mise en action d'un grand nombre d'éléments pyramidaux ; il est alors indispensable, dans l'exposé de ces connexions, de faire intervenir ce que Cajal a appelé l'arc sensitivo-moteur cortical indirect. On peut concevoir que la fibre sensorielle d'origine thalamique se met en relation avec plusieurs cellules pyramidales à la fois de la zone motrice, si l'on intercale entre elle et ces cellules pyramidales d'abord une cellule de Martinotti, puis une cellule horizontale de la couche moléculaire (Voir fig. 208).

Toutes ces suppositions, sur lesquelles nous n'avons pas

(1) H. Rouvière, Essai sur le fonctionnement de l'écorce cérébrale (*Bull. et Mém. de la Soc. d'Anthrop. de Paris*, 15 mars 1917).

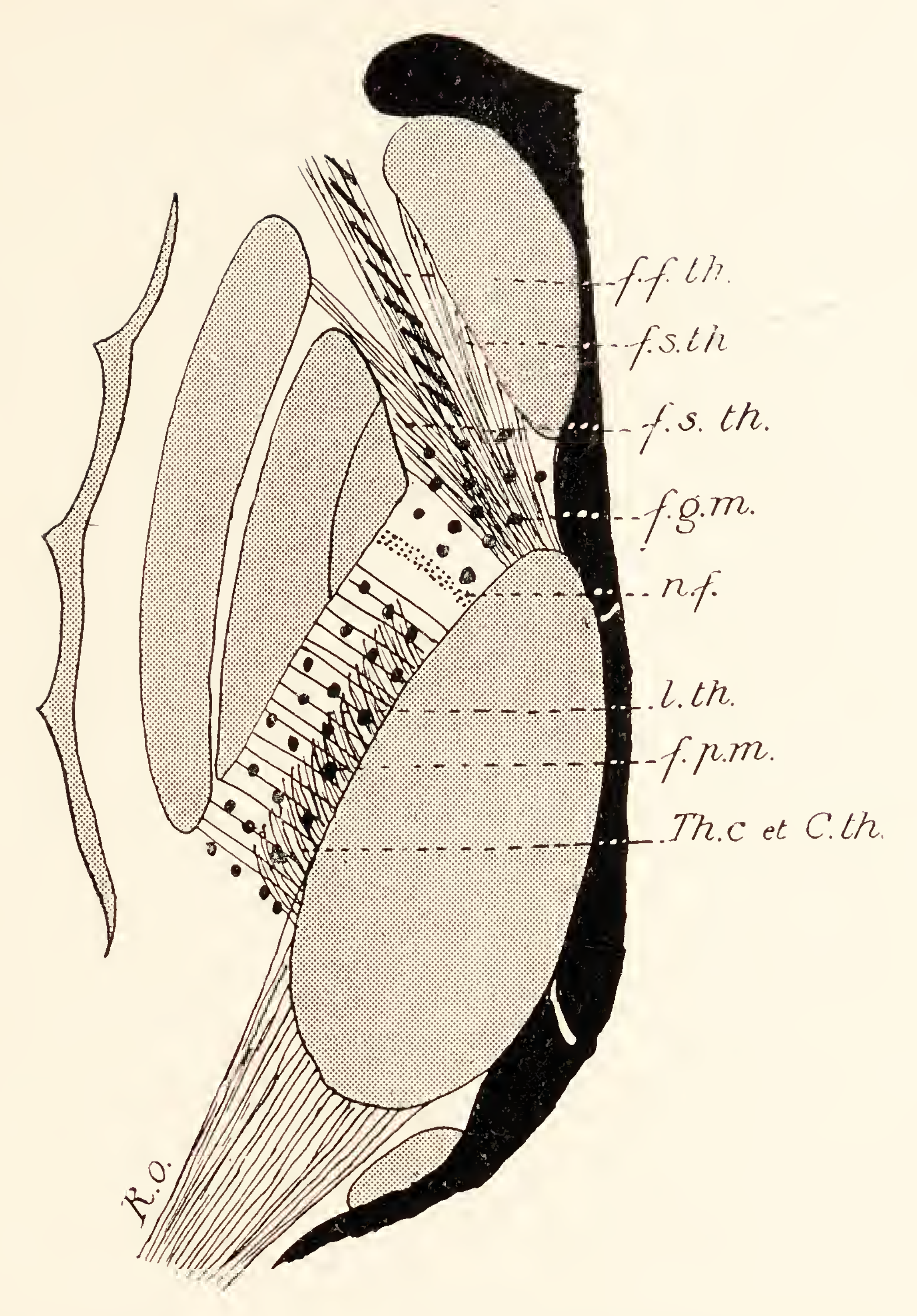


Fig. 217. — Les principaux détails de la constitution de la capsule interne chez l'Homme. Le corps strié (*globus pallidus*, *putamen*, noyau caudé), le *claustrum* et le *thalamus* sont en grisé ; les cavités ventriculaires sont en noir. — R. *o.*, radiations optiques ; *f. f. th.*, faisceau fronto-pontique et thalamique (descendant) ; *f. s. th.*, fibres striato-thalamiques (descendantes) passant par l'anse lenticulaire et qui n'ont été placées ici que pour indiquer leurs connexions ; *f. g. m.*, faisceau géniculé (descendant, moteur) indiqué par de gros points ; la bande de petits points (*n. f.*) indique spécialement les fibres entrant dans la constitution du nerf facial ; *l. th.*, fibres lenticulo-thalamiques (descendantes) représentées par des lignes reliant le noyau lenticulaire au *thalamus* ; situées en profondeur par rapport au plan de la figure, elles correspondent, comme *f. s. th.*, à l'anse lenticulaire ; *f. p. m.*, faisceau pyramidal (descendant, moteur) indiqué par de gros points comme le faisceau géniculé ; *Th. c.* et *C. th.*, fibres thalamo-corticales constituant le faisceau sensitif ou faisceau de Reil (ascendant) dont les éléments sont mélangés à ceux du faisceau pyramidal, et fibres cortico-thalamiques (descendantes), celles partant par exemple de l'écorce de la région postérieure du neopallium.

cru superflu de revenir, ne sont destinées qu'à faire concevoir comment il peut se faire que, comme les conclusions de Grunbaum, Sherrington, Monakow, Flechsig, Vogt, Brodmann, Ramon y Cajal, etc., tendent à le faire admettre, la zone de la sensibilité générale et la zone motrice ne se superposent pas. Quoi qu'il en soit, en dépit des recherches physiologiques et anatomiques, des observations cliniques si précieuses en cette matière, l'existence d'une zone sensitivo-motrice ou de deux zones séparées, l'une sensitive, l'autre motrice volontaire est loin d'être encore complètement résolue. Ce qui est certain, en tous les cas, c'est qu'aucune voie de motricité volontaire, ne part de la région corticale située en arrière du sillon de Rolando, puisque, en arrière du sillon de Rolando, il n'existe pas de cellules pyramidales géantes et qu'il semble bien démontré par l'expérimentation et la clinique que les axones des cellules pyramidales géantes sont les seules voies de conduction de la motricité volontaire. Par contre, on peut légitimement supposer qu'un certain nombre de fibres sensitives aboutissent à l'écorce en avant du sillon de Rolando; l'observation de Cushing est à rappeler à ce propos (1).

On ignore encore presque absolument le trajet des voies de conduction de la sensibilité générale de la tête ainsi que le point exact où elles aboutissent.

Notons encore qu'à la région corticale de la sensibilité générale parviennent des voies d'origine thalamique en relation, d'autre part, avec des neurones cérébelleux (voie cérébello-corticale).

(1) H. Cushing, Removal of a subcortical cystic tumor at a second stage; operation without anesthesia (*Journ. Am. Med. Assoc.*, 1908, vol. V). — L'excitation de l'écorce de la circonvolution frontale ascendante donne lieu à des réactions motrices accompagnées de sensations douloureuses.

2° *Voies de la vision.* — Parvenues au corps genouillé externe et au pulvinar, c'est-à-dire à l'extrémité caudale du thalamus (diencéphale), les impressions visuelles sont transmises à la zone corticale striée, dont, à propos de la structure du cortex néopalléal, nous avons vu les limites, par les cylindraxes des cellules de ces centres; les cylindraxes en question contribuent à constituer, dans la substance blanche, les radiations optiques de Gratiolet, qui passent tout à l'arrière du segment postérieur (rétro-lenticulaire) de la capsule interne, immédiatement en arrière du faisceau sensitif de Reil. Les fibres sensitives qui apportent l'excitation, après avoir participé à la constitution de la strie de Gennari, vont s'articuler avec les prolongements protoplasmiques des grains; les axones de ces derniers se mettent en rapport avec les dendrites des cellules pyramidales, dont les axones sont à leur tour des voies motrices dont, plus haut, nous avons vu le trajet (Voir p. 326 et 327 et fig. 215).

3° *Voies de l'audition.* — Le trajet des impressions acoustiques est mal connu. Rappelons que le centre acoustique serait la partie moyenne de la première circonvolution temporale (champs 41 et 42 de Brodmann) et vraisemblablement une partie de l'*insula* ; les impressions y seraient conduites par les cylindraxes de cellules situées dans le corps genouillé interne et qui passeraient tout à fait à l'extrémité postérieure du bras lenticulo-optique de la capsule interne, immédiatement en avant des radiations optiques.

4° *Voies de la gustation.* — On ne sait rien des voies gustatives, si ce n'est que leur point d'aboutissement est très probablement, chez l'Homme, la région néopalléale qui avoisine le lobe piriforme sur la face mésiale,

au-dessous et en arrière de la scissure rhinale postérieure.

Le *gyrus transversus areae piriformis*, reconnu chez les seuls Carnassiers, et qui est comme un pont jeté entre le rhinencéphale et le neopallium, correspondrait peut-être à l'association des sensations de l'odorat et du goût.

A propos des voies ascendantes, il nous reste encore à indiquer l'existence possible d'un système de fibres thalamo-frontales auxquelles on pourrait rattacher les voies thalamo-striées dont les connexions précises sont inconnues.

2. — Voies d'association.

Les voies d'association naissent de toute l'étendue de l'écorce cérébrale, étant certainement plus nombreuses dans la région frontale que partout ailleurs ; cependant, la région frontale contient aussi, comme nous l'avons vu, d'importants faisceaux de projection de signification d'ailleurs inconnue (Voir p. 327). Les voies d'association (1) sont constituées de fibres qui, dans le même hémisphère, vont d'une région de l'écorce à une autre région de l'écorce. Ces deux régions corticales ainsi en rapport peuvent être plus ou moins éloignées ; aussi distingue-t-on des fibres courtes (encore appelées arquées ou arciformes), qui sont superficielles, et des fibres longues, qui sont profondes. Les unes et les autres naissent principalement des parois des sillons et y aboutissent, alors que les fibres de projection et les fibres commissurales naissent principalement des crêtes des circonvolutions et y aboutissent. On peut, de plus, remarquer que chaque aire sensorielle, et ceci est notamment très net pour l'aire 17 (aire visuelle), présente une sorte de centre focal qui reçoit surtout des fibres de projection et qui est entouré d'une zone

(1) Il est bien entendu fait abstraction des courtes voies d'association intracorticales telles, qu'il en est représenté dans la figure 208.

périphérique où les fibres de projection sont plus ou moins mélangées de fibres associatives. Les fibres d'association sont constituées, dans la zone de la sensibilité générale, par les cylindraxes des cellules pyramidales petites et moyennes et des cellules triangulaires et fusiformes de la couche polymorphe, dans la zone visuelle par les cylindraxes des cellules étoilées géantes et dans la zone auditive par ceux des cellules fusiformes géantes caractéristiques du cortex de ces régions. Certains de ces cylindraxes émettent des collatérales qui deviennent des fibres commissurales, comme nous le verrons plus loin. Les fibres d'association courtes constituent le premier revêtement de substance blanche immédiatement au-dessous du cortex; de plus, elles forment la majeure partie des capsules externe et extrême. Elles forment aussi, pour la plus grande partie, ce que l'on appelle le *stratum calcarinum*, réunissant les deux lèvres de la fissure rétrocalcarine. Quant aux fibres longues, plus profondes, on en distingue dans la substance blanche plusieurs faisceaux dont les principaux sont les suivants (Voir fig. 218) :

Faisceau longitudinal supérieur, situé dans la région externe du centre ovale, qui relie le lobe frontal aux lobes temporal et occipital.

Faisceau profond occipito-temporo-frontal, situé entre la partie externe du corps calleux et le noyau caudé, près de l'angle du ventricule latéral. Son nom indique les régions qu'il met en rapport et auxquelles il faut sans doute ajouter l'*insula*. Ses fibres concentrées dans la paroi externe de la corne occipitale du ventricule semblent constituer à elles seules le *tapetum*.

Faisceau longitudinal inférieur qui relie le lobe occipital au lobe temporal.

Cingulum qui, circonscrivant le corps calleux, en dedans

du faisceau longitudinal supérieur, va des régions antérieures du lobe frontal à celles du lobe temporal. Au point de vue physiologique, il est peut-être en un certain rapport avec le rhinencéphale.

Faisceau unciforme qui, suivant les contours de la rhinale ou de la place qu'elle devrait occuper chez l'Homme et chez

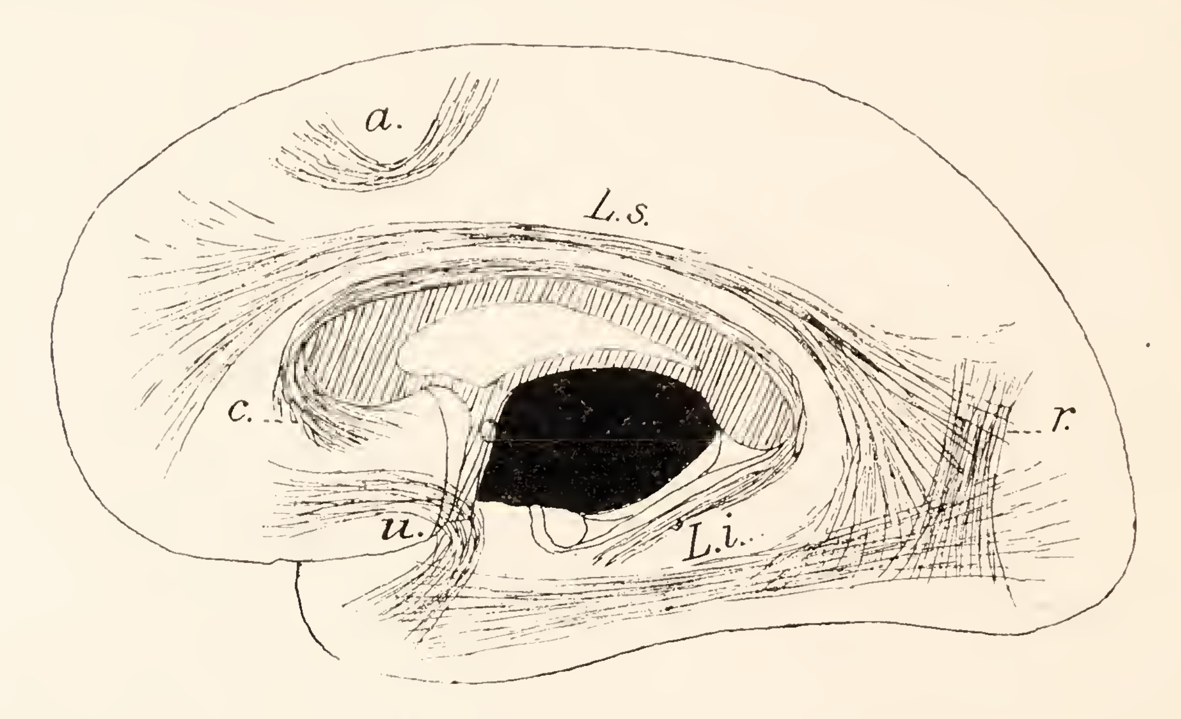


Fig. 218. — Les principaux faisceaux de fibres d'association du neopallium chez l'Homme. — *a.*, fibres arciformes (fibres courtes) ; L. *s.*, faisceau longitudinal supérieur ; L. *i.*, faisceau longitudinal inférieur ; *c.*, *cingulum* *u.*, faisceau unciforme ; *r.*, faisceau droit.

les Singes, à la face externe de l'hémisphère, relie l'extrémité antérieure du lobe frontal à celle du lobe temporal.

Faisceau droit ou *faisceau occipital* qui associe la région occipito-pariétale supérieure à la région temporo-occipitale inférieure.

A ces divers faisceaux il convient d'ajouter des systèmes de fibres qui peuvent être considérées comme intermédiaires aux fibres courtes et aux fibres longues ; ces fibres sont principalement situées dans le lobe frontal, ayant une direction sagittale, verticale ou transversale.

Certains auteurs ont pensé que la couche granulaire sise dans les régions sensibles, au milieu de la couche des cellules

pyramidales, constitue une importante limite physiologique : les cellules pyramidales des assises inférieures à cette couche correspondraient principalement à la conduction motrice, alors que celles des assises supérieures correspondraient à des fonctions associatives. Ce qui serait en rapport avec cette opinion, c'est que les assises supérieures se développeraient plus tard que les inférieures, qu'elles sont moins développées chez les animaux les moins doués au point de vue intellectuel, de même que chez les imbéciles, enfin que, dans les cas de démence, elles sont les premières à dégénérer.

3. — Voies commissurales.

On appelle voies commissurales celles qui relient deux régions de l'écorce d'un hémisphère à l'autre ; nous avons vu (p. 191 à 200) celles qui se rapportent au rhinencéphale et, à propos d'elles, traité de la question des commissures télencéphaliques en général. On peut considérer qu'il y a chez les Euthériens quatre grands faisceaux de voies commissurales du neopallium : 1° le *forceps minor* en avant, qui est une commissure frontale ; 2° le *forceps major* en arrière, qui est une commissure occipitale, que dissocie en quelque sorte, là où elle le rencontre, l'ergot de Morand, ce dernier étant, comme l'on sait, constitué par le relief que fait à l'intérieur du ventricule le fond de la rétrocalcarine ; 3° et, seulement pour une petite partie, le *tapetum* dans la région moyenne ; il répond à des fibres allant en dehors ou en bas. D'après des recherches récentes, les fibres commissurales moyennes seraient beaucoup moins nombreuses chez l'Homme qu'on le croyait autrefois. Beaucoup de fibres qu'on attribuait au *tapetum* commissural dépendraient en réalité soit des radiations optiques, soit du faisceau d'association profond occipito-

temporal ; 4° de ce que l'on appelle la commissure blanche de la base et qui répond aux fibres commissurales, qui passent par le bec antérieur du corps calleux.

L'ensemble de toutes ces fibres réunies sur la ligne médiane constitue le corps calleux. Il est surtout constitué par des collatérales de cylindraxes entrant dans la composition des faisceaux d'association; ces cylindraxes émanent des cellules pyramidales petites et moyennes et des cellules triangulaires ou fusiformes de la couche polymorphe, ainsi que nous l'avons dit. Peuvent aussi entrer dans la constitution du corps calleux des collatérales de fibres de projection, enfin des cylindraxes mêmes de cellules corticales. Les fibres calleuses qui peuvent naître de tous les points de l'écorce et qui sont d'un calibre assez fin, variqueuses à leur terminaison (Cajal), se terminent dans la couche corticale de l'hémisphère du côté opposé à celui dont elles viennent, en formant un plexus au niveau des cellules pyramidales petites et moyennes. Meynert et d'autres ont pensé que les fibres du corps calleux se rendaient à des régions symétriques de celles où elles ont pris naissance. Muratoff a montré par l'étude des dégénérescences expérimentales qu'il n'en était pas ainsi.

Le corps calleux est la commissure néopalléale par excellence des Euthériens (1), le *psalterium* et la commissure ventrale étant uniquement rhinencéphaliques.

Chez les Marsupiaux et les Monotrèmes, au contraire, ainsi que nous l'avons dit, la commissure hippocampienne est tout entière rhinencéphalique, et les fibres commissurales du neopallium passent par la commissure ventrale.

(1) Notons qu'il est pourtant possible qu'il contienne dans sa région postérieure quelques fibres d'origine rhinencéphalique (Voir p. 168).

CHAPITRE V

LES NOYAUX GRIS CENTRAUX DU TÉLENCÉPHALE

On comprend sous le terme de noyaux gris centraux la masse de substance grise qui épaissit la paroi basale du télencéphale.

On y distingue chez les Mammifères euthériens quatre noyaux :

Le noyau caudé..... Le noyau lenticulaire.	Qu'en raison de leurs rapports intimes, de leur association fonctionnelle, de leur mode de développement tant au cours de l'ontogénie individuelle qu'à travers la série des Vertébrés, on réunit sous le nom de corps strié (*striatum*), à cause des stries de substance blanche qui les traversent.

Le noyau amygdalien.
L'avant-mur (*claustrum*).

I. — Caractères anatomiques généraux.

C'est chez l'Homme que les noyaux gris de la base ont été le mieux étudiés au point de vue de la morphologie.

α. — Corps striés.

Les deux masses que l'on réunit sous le nom de corps striés (noyau caudé et noyau lenticulaire) sont en continuation directe, en avant, l'une avec l'autre. Le noyau lenticulaire, situé en dehors et en dessous du noyau caudé, a à peu près la

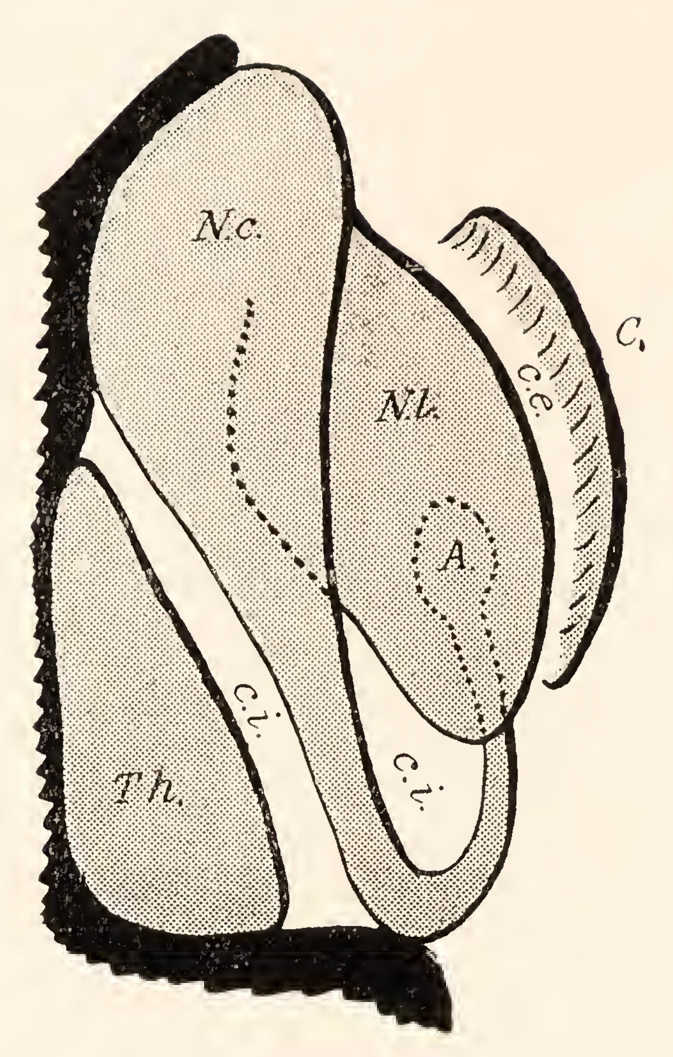


Fig. 219. — Vue schématique en relief des noyaux gris centraux chez l'Homme. — N. *c.*, noyau caudé ; N. *l.*, noyau lenticulaire ; A., noyau amygdalien ; C., *claustrum* ; T*h.*, *thalamus* ; *c. i.*, capsule interne ; *c. c.*, capsule externe. La cavité ventriculaire est en noir.

forme d'un œuf, mais d'un œuf dont la section serait vaguement triangulaire, c'est-à-dire qu'il possède trois faces, l'une externe légèrement convexe, l'autre antéro-interne à peu près plane, la troisième postéro-interne légèrement concave. Le noyau caudé (corps strié proprement dit des anatomistes allemands) a la forme d'une virgule ou d'un arc à grosse extrémité et à ouverture antérieure et s'effilant à mesure qu'il se poursuit. Il entoure le noyau lenticulaire, revenant presque à son point d'origine ; sa tête (*colliculus* du noyau caudé de certains auteurs) répond au tubercule olfactif, lequel n'est pourtant pas sa partie exposée, puisque le tubercule olfactif a son cortex propre ; notons cependant qu'il existe des ponts de substance grise entre la tête du noyau caudé et le cortex propre

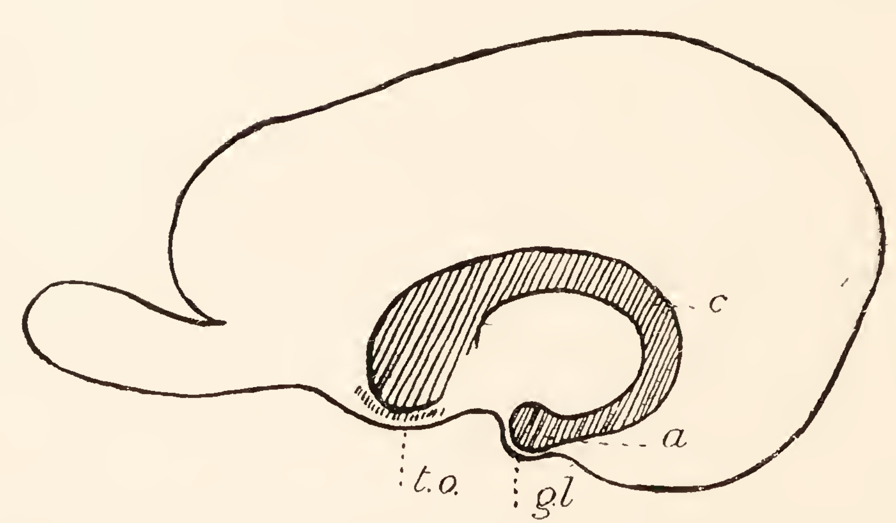


Fig. 220. — Schéma montrant les rapports du noyau caudé *c.* et du noyau amygdalien *a.* avec l'écroce rhinencéphalique chez un Carnassier. — *t. o.*, tubercule olfactif avec son cortex propre ; *g. l.*, *gyrus lunaris*.

du tubercule olfactif. Les deux noyaux lenticulaire et caudé sont séparés partout par de la substance blanche, sauf bien entendu en leur point de réunion en avant (Voir fig. 219), et sauf aussi en certains points du bras antérieur de la capsule interne. où il existe de nombreux ponts de substance grise ; sauf également tout à fait e n rrière, où la queue du noyau caudé est reliée à la base du noyau lenticulaire par un pont important (confluent gris de la base). Les connexions du noyau caudé avec le noyau lenticulaire s'effectuent surtout avec le putamen.

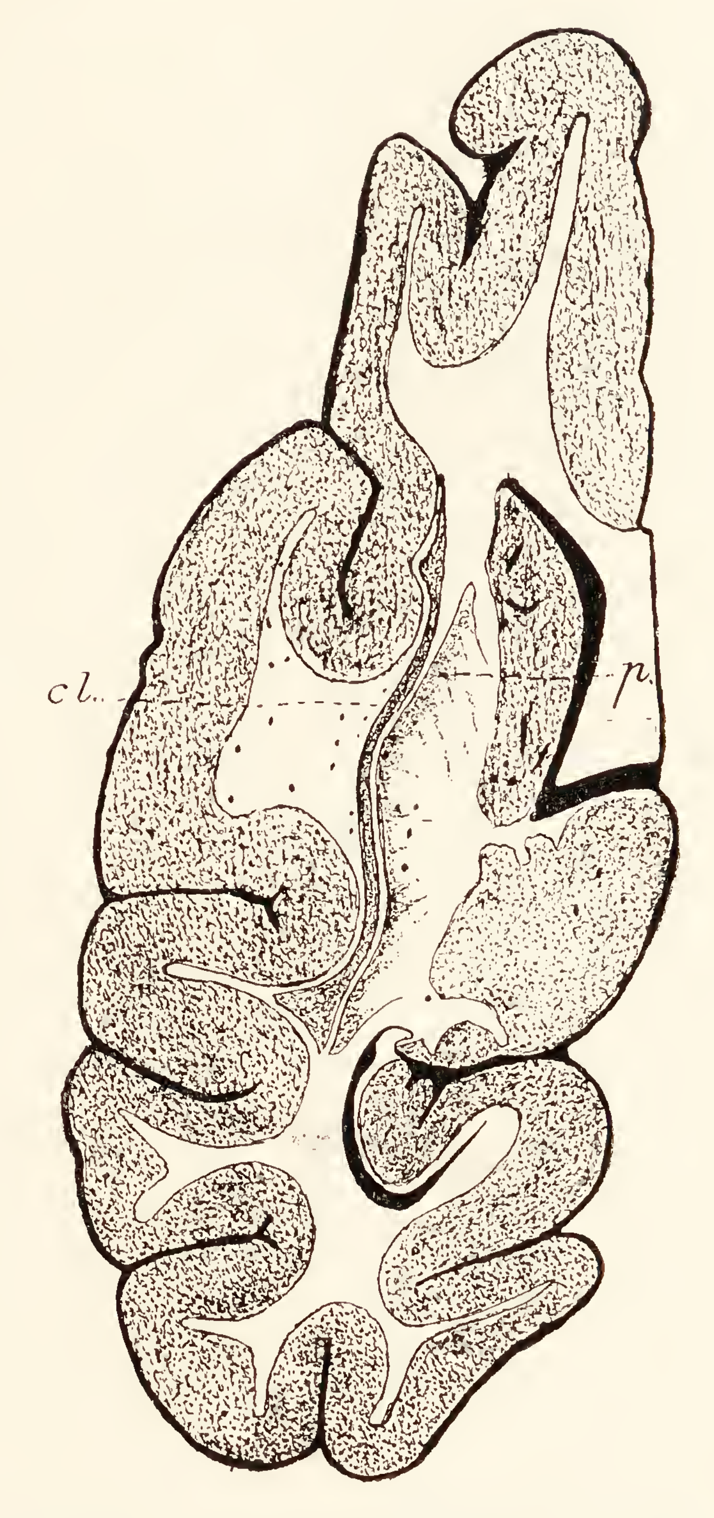


Fig. 221. — Coupe horizontale d'un hémisphère gauche de Chien (n° 1925-30) pour montrer les noyaux gris centraux. — *p.*, *putamen* auquel est réduit le noyau lenticulaire ; *cl.*, *claustrum.* G. N. × 2 1/2.

Par la partie antéro-externe de sa tête, et aussi par sa queue au moment où elle rebrousse en avant, le noyau caudé est en contact avec l'épendyme ventriculaire (paroi interne de la corne antérieure du ventricule) (Voir fig. 219 et 221).

Du noyau caudé part un petit prolongement gris qui se loge à la face externe du *septum pellucidum*, c'est le noyau du *septum* de MEYNERT, lequel n'est autre chose que le vestige, chez l'Homme, de l'importante

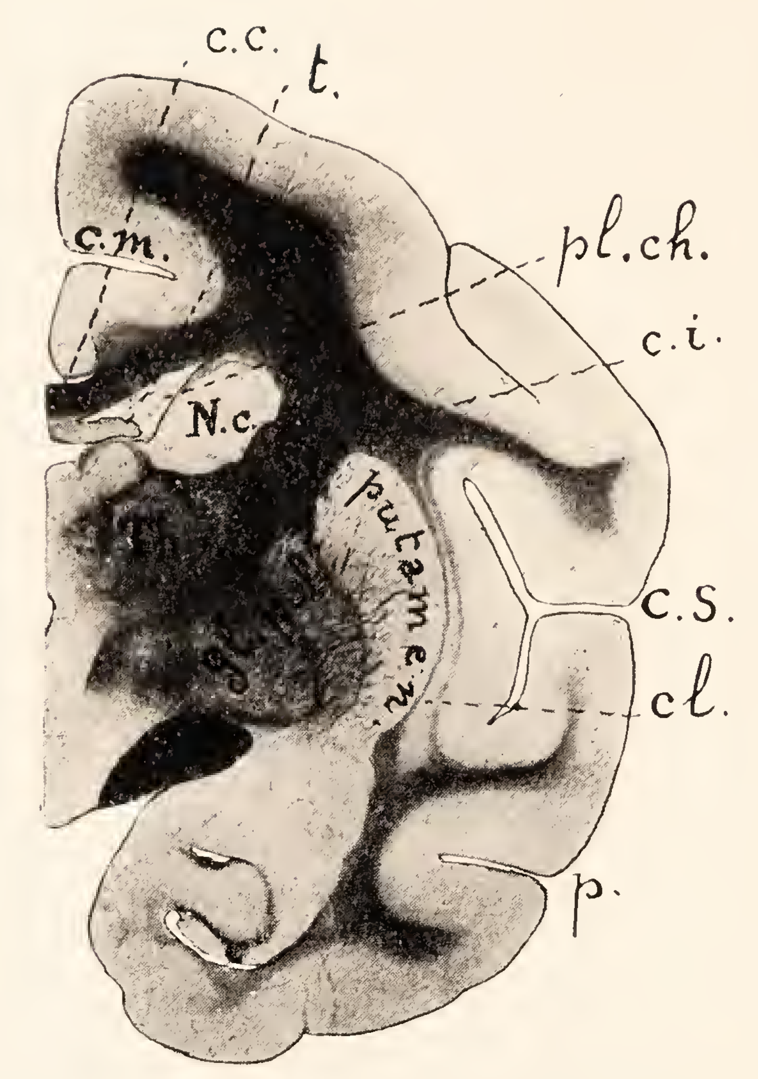


Fig. 222. — Coupe coronale (photographie d'un hémisphère droit de *Macacus cynomolgus* L., n° 1912-298). — *c. c.* corps calleux ; *c. m.*, calloso-marginal ; *t.*, trigone (*psalterium*); *pl. ch.*, plexus choroïde du ventricule télencéphalique ; N. *c.*, noyau caudé ; T*h.*, *Thalamus* ; *gl. pall.*, *globus pallidus* dont on voit les deux segments séparés par la lame médullaire interne, la lame médullaire externe séparant son segment externe du *putamen*. On voit également les stries de substance blanche intéressant surtout le *globus pallidus* et un peu le *putamen*. Sous le *globus pallidus* est la formation blanche sous-lenticulaire ; *c. i.*, capsule interne ; C. S., complexe sylvien ; *cl.*, *claustrum*, avec, en dedans, la capsule externe et, en dehors, la capsule extrême ; *p.*, parallèle (partie extrême de la *postsylvia*). G. N. × 1 1/2. La substance grise est en blanc ; la substance blanche est en noir.

masse ganglionnaire du corps paraterminal ; cette masse ganglionnaire est encore très développée chez les Mammifères macrosmatiques [Voir fig. 72 et 84 (p. 259)].

Par l'extrémité de sa queue, le noyau caudé est enfin en continuation avec le noyau amygdalien (1).

Le noyau lenticulaire est, sauf en avant, entouré de toutes parts de substance blanche. Celle qui le sépare du noyau caudé et qui sépare l'un et l'autre du *thalamus* est la capsule interne, dont nous avons vu la constitution ; celle qui au contraire le sépare, en dehors, du *claustrum* est la capsule externe. En bas, il est limité par la région dite *sous-lenticulaire* qui contient notamment l'anse lenticulaire et des îlots de substance grise (substance innominée de Reichert) ; c'est également par cette région que passe la commissure ventrale.

(1) Voir la note de la page 343.

En section horizontale, le noyau lenticulaire se montre constitué de trois segments séparés par de la substance blanche (*lames médullaires interne et externe*) ; sur les coupes, ces trois segments paraissent persillés de fibres blanches et quelquefois plus ou moins réunis par des ponts de substance grise ; les deux segments internes du noyau lenticulaire forment le *pallidum* ou *globus pallidus* ; l'externe est le *putamen* (Voir fig. 222).

Chez le Chien, le noyau lenticulaire est à peu près réduit au *putamen* (Voir fig. 221).

De la base du noyau lenticulaire se détache une mince lame grise désignée sous le nom de *ganglion de l'anse pédonculaire*.

Le corps strié (nommément le *putamen*) affecte avec la *suprasylvia* des rapports extrêmement importants et que j'ai déjà signalés (Voir p. 216 et fig. 222) ; son bord supérieur est toujours soit au-dessous de la *suprasylvia*, soit coïncidant avec elle. Chez les Primates, c'est vraisemblablement à cette coïncidence qu'est lié le processus d'operculisation de toute la région néopalléale située au-dessous de la *suprasylvia*, et c'est sur ces rapports que nous nous sommes basés au début pour diviser le neopallium mammalien en deux régions fondamentales : le territoire central en rapport avec les noyaux gris centraux et le territoire périphérique en rapport avec le centre semi-ovale et les ventricules.

β. — **Noyau amygdalien.**

Le noyau amygdalien (*amygdala*) est placé à l'extrémité de la queue du noyau caudé, avec laquelle il se continue (1) ; c'en est comme le renflement. Sa face inférieure correspond

(1) Ch. Foix et J. Nicolesco (Les noyaux gris centraux et la région mésencéphalo-sous-optique, Paris, Masson, 1926) ne considèrent cette union que comme apparente chez l'Homme.

au *gyrus lunaris* (Voir fig. 219 et 220). Il est aussi plus ou moins fusionné avec le *claustrum*. Sa face supérieure correspond à la région sous-lenticulaire.

Comme le noyau caudé et le noyau lenticulaire, il est également strié de substance blanche.

γ. — **Claustrum** (1).

Le *claustrum* est une lame de substance grise séparée par de la substance blanche à la fois du cortex du territoire central (*capsula extrema*), dont il suit à peu près les inflexions, et du

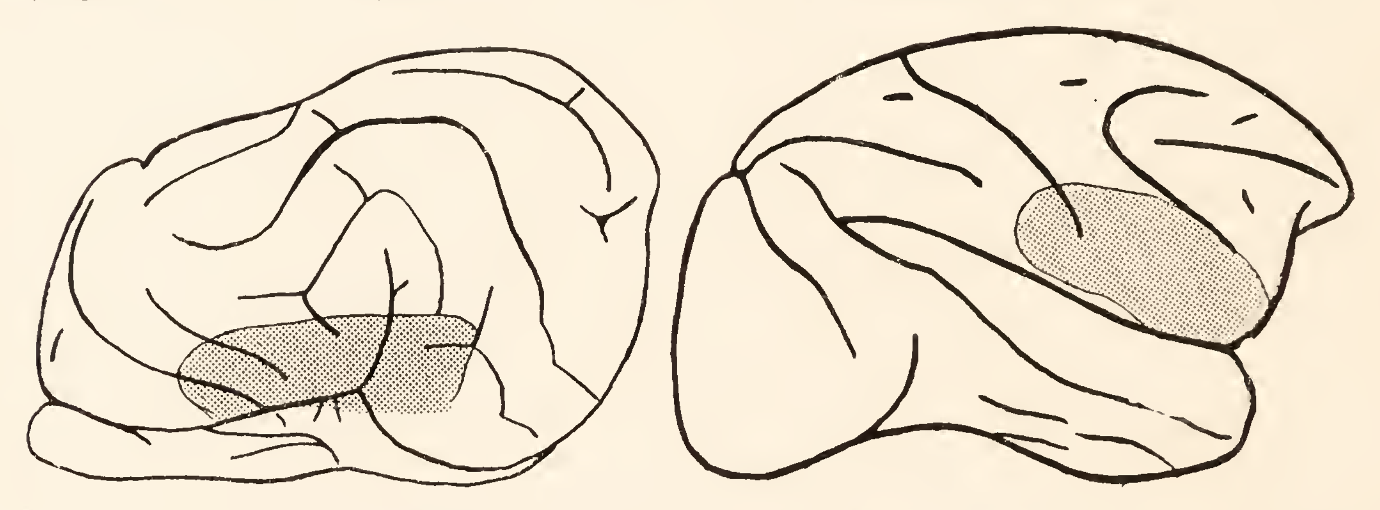


Fig. 223. — Projection du *claustrum* (en grisé) sur la face externe gauche d'un cerveau de Chien (n° 1925-30). G. N.

Fig. 224. — Projection du *claustrum* (en grisé) sur la face externe droite d'un cerveau de *Macacus cynomolgus* L. (n° 1912-520 ♂). G. N.

noyau lenticulaire (*putamen*) du corps strié (*capsula externa*). Sa limite supérieure, d'une position assez inconstante si on l'examine dans la série des Mammifères, dépasse toujours en tous les cas la rhinale, remontant parfois (Singes et Homme) jusqu'à la *suprasylvia* (circulaire supérieur de Reil). En bas, il se confond avec le corps strié (tête du noyau caudé) au niveau du tubercule olfactif, et avec le noyau amygdalien au niveau du *gyrus lunaris*. En avant, il affecte avec la *presylvia* des rapports si nets et si constants qu'ils ont pu nous servir à reconnaître ce sillon fondamental chez tous

(1) Voir E. de Vries, Bemerkungen zur Ontogenie und vergleichenden Anatomie des Claustrums (*Fol. neurobiol.*, 1910).

les types mammaliens (Voir fig. 110 et fig. 131). L'importance du *claustrum* est donc fondamentale au point de vue de la compréhension des plissements néopalléaux.

II. — Structure et relations d'ordre fonctionnel.

Si la structure des noyaux gris centraux du télencéphale est à peu près bien connue, leurs connexions le sont beaucoup moins.

1° *Corps striés.* — Les neurones des corps striés sont, pour la plupart, au moins chez l'Homme, de taille moyenne ou petite appartenant au type II de Golgi avec cylindraxe court et dendrites épineux. Ils sont, par conséquent, très comparables aux neurones contenus dans la couche des cellules polymorphes de l'écorce.

Les cellules volumineuses, beaucoup plus rares, ont un cylindraxe long qui se joint aux faisceaux de fibres traversant les corps striés et constitue vraisemblablement une fibre descendante.

Les principales fibres blanches qui traversent les corps striés sont les suivantes : les unes viennent des neurones des corps striés eux-mêmes et sont vraisemblablement descendantes (striato-thalamiques); les autres, fibres de passage, viennent des couches optiques et se rendent à l'écorce, ou bien viennent de l'écorce et se rendent à tous les étages de l'axe cérébro-spinal (fibres de la sensibilité générale ou thalamo-corticales, fibres de la motricité volontaire, fibres cortico-thalamiques) (Voir, pour plus de détails, p. 346, 347 et 348).

Cajal a décrit dans la tête du noyau caudé, au voisinage de la commissure ventrale, un noyau central de cellules géantes.

Dans le noyau lenticulaire, c'est le *putamen*, de structure à peu près semblable à celle du noyau caudé, qui contient les neurones les plus volumineux, fusiformes ou étoilés. Leurs axones ne paraissent pas dépasser les limites de ce noyau.

2° *Noyau amygdalien.* — Sa structure est très voisine de celle du noyau lenticulaire.

3° *Claustrum.* — Le *claustrum* est constitué, comme la majeure partie des corps striés, de cellules fusiformes du type II de GOLGI. Comme les cellules de ce type existent aussi très abondantes dans la couche des cellules polymorphes de l'écorce, on comprend que cette structure du *claustrum* a pu être invoquée par certains auteurs pour le rattacher au cortex et, par d'autres, pour le rattacher aux corps striés. En somme, ce n'est pas seulement la structure qui doit, comme nous le verrons, servir à déterminer la signification du *claustrum*.

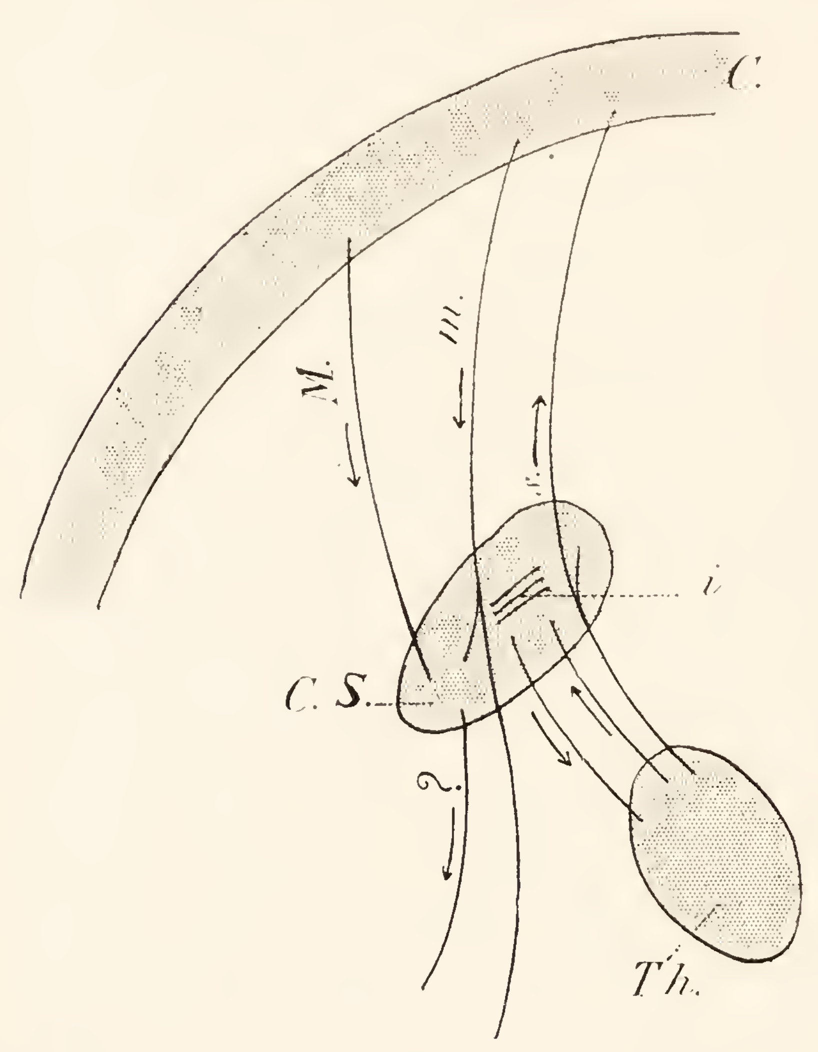


Fig. 225. — Schéma destiné à indiquer les principales connexions du corps strié (C. S.) avec le *cortex* (C.) et le *thalamus* (T*h*.). — M., fibres cortico-striées signalées par MARINESCO ; *m.*, fibres de la voie motrice volontaire avec collatérales se terminant dans le corps strié ; *s.*, fibres de la voie sensitive (*thalamo-corticales*) avec collatérales se terminant dans le corps strié ; ?, fibres d'existence douteuse allant du corps strié aux étages postérieurs de l'axe cérébro-spinal ; *i.*, fibres interstriées. Les fibres striato-thalamiques et thalamo-striées ne sont désignées par aucune lettre.

Les connexions du corps strié (Voir fig. 225) paraissent être les suivantes :

1° Avec l'écorce cérébrale.

On n'a signalé jusqu'ici que des voies descendantes :

α. Les axones constitutifs de la voie motrice volontaire

(*m.*) qui traversent les corps striés leur envoient des collatérales qui s'y terminent.

β. Marinesco a décrit des fibres cortico-striées (M.) provenant de l'écorce frontale et se terminant au noyau caudé. Non seulement Dejerine, mais un certain nombres d'autres auteurs (Wilson, Vogt, Bielschowsky), nient pourtant les connexions directes du corps strié avec l'écorce (1).

2° Avec le thalamus ou autres parties du diencéphale.

Voies ascendantes :

α. Les axones constitutifs des voies sensibles (*s.*), qui traversent les corps striés leur envoient des collatérales qui s'y terminent.

β. Fibres thalamo-striées.

Voies descendantes :

Fibres striato-thalamiques.

A ces voies, qui ne peuvent être étudiées en détail qu'avec le *thalamus*, il faut aussi rattacher le faisceau lenticulaire de Forel, constitué de fibres ascendantes et descendantes, et les radiations striato-luysiennes.

3° Avec des parties situées au delà du diencéphale.

Elles sont douteuses, et leur existence n'a été déduite que de la constatation de dégénérescences consécutives à la destruction du noyau lenticulaire.

4° Entre les diverses parties des corps striés (fibres inter-striées).

Les fibres thalamo-striées et striato-thalamiques passent par l'anse lenticulaire, qui contient en outre des fibres cortico-thalamiques.

Les noyaux lenticulaires des deux hémisphères auraient des connexions réciproques par la commissure de Meynert, qui ne peut être étudiée qu'avec le diencéphale.

(1) Pour v. Monakow (1925, seul le *globus pallidus* aurait des relations directes avec le cortex.

Le noyau amygdalien est un centre olfactif d'où partent peut-être des mouvements réflexes (Wilson). Ses principales voies afférentes sont le *taenia semi-circularis* et le *tractus olfactorius lateralis*, qui met le bulbe olfactif en relation directe avec lui (Voir p. 200 et 203). Ses voies efférentes sont mal connues. Des fibres commissurales reliant les deux noyaux amygdaliens passent par la commissure ventrale.

III. — Origine et signification.

Lorsque l'on examine un cerveau de Vertébré inférieur, de Poisson par exemple, on constate que la paroi de sa base est considérablement épaissie. Elle contient un amas de cellules ganglionnaires, auquel on peut, avec Ariens Kappers, donner le nom de *palaeostriatum*. Le *palaeostriatum* représente, chez les Téléostéens et chez les Ganoïdes, le seul tissu nerveux du télencéphale, puisque la voûte n'est constituée que d'une formation choroïdienne (Voir fig. 226).

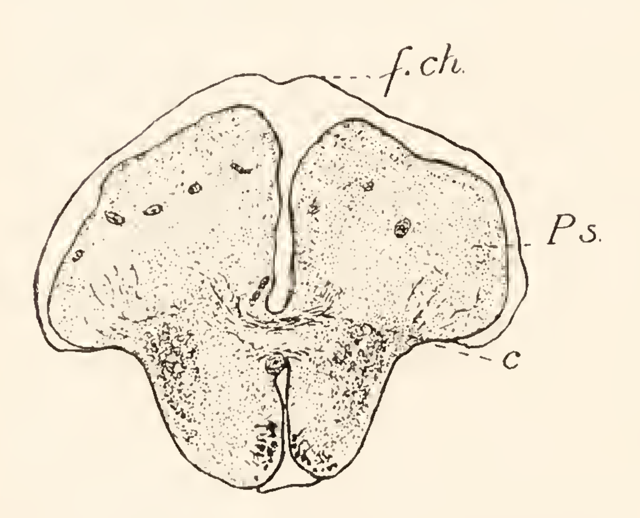


Fig. 226. — Coupe transversale de la partie arrière d'un télencéphale de Poisson téléostéen (*Gadus morrhua* Cuv.) (d'après C. U. Ariens Kappers). — Ps., *palaeostriatum* ; c., commissure ; *f. ch.*, formation choroïdienne du toit télencéphalique.

Chez les Reptiles, nous allons voir intervenir une nouvelle formation bien étudiée par G. Elliot-Smith (1).

Reprenons la description que nous avons déjà donnée de la surface du cerveau reptilien (Voir p. 117 à 121) et considérons un hémisphère par sa face externe. Du côté du vertex, le rhinencéphale limbique (parahippocampe) dépasse largement, comme nous l'avons vu, le bord mésial. Puis, dans la région

(1) G. Elliot-Smith, A preliminary note on the Morphology of the *Corpus striatum* and the origin of the Neopallium (*Journal of Anatomy*, vol. LIII, 1919).

antérieure, un neopallium primordial apparaît, à la structure duquel fait suite bientôt, bien avant que l'on atteigne une ligne horizontale séparant l'hémisphère en deux parties égales, l'une supérieure, l'autre inférieure, une nouvelle structure rhinencéphalique, celle de l'aire piriforme. Puis vient enfin l'épaississement de la base, qui représente le *palaeostriatum*, d'où s'est détaché le cortex, qui recouvre le tubercule olfactif (Voir fig. 40).

Fig. 227. — Section coronale d'un hémisphère droit de *Sphenodon*. (D'après G. Elliot-Smith.) — H., hippocampe ; Ps., *palaeostriatum* ; N., *neopallium* ; Hp., *hypopallium* ; *a. p.*, *area piriformis* ; *a. s. l.*, artère striée latérale.

Au point de jonction du *palaeostriatum* et de l'aire piriforme (scissure endorhinale), la

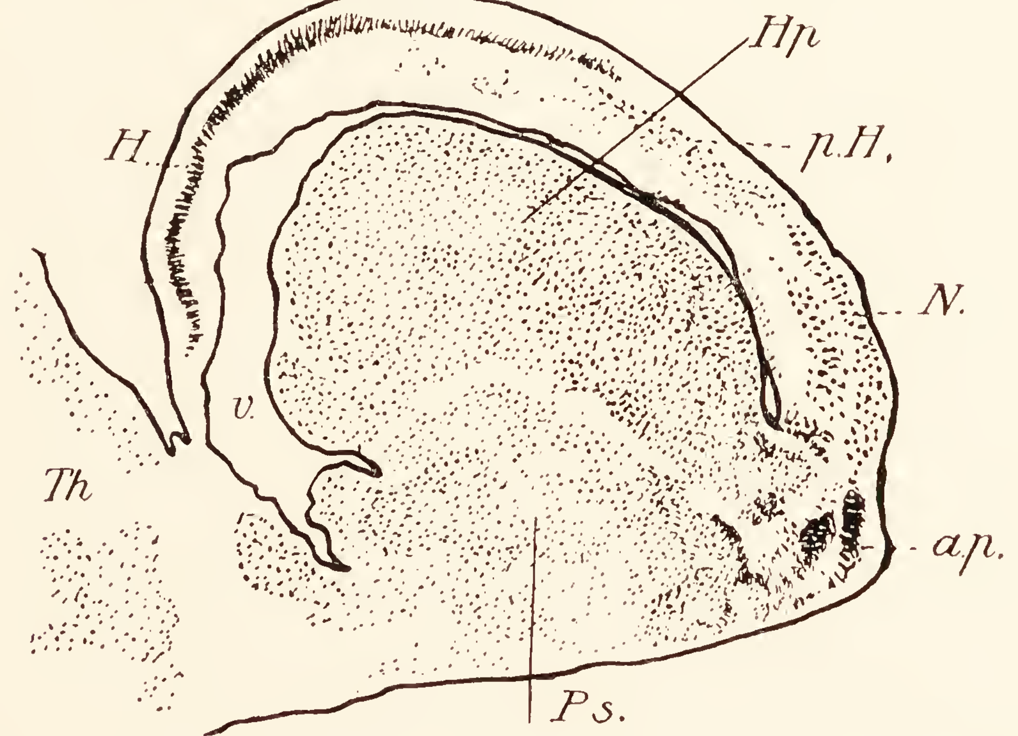


Fig. 228. — Coupe parasagittale de l'hémisphère droit d'un *Varanus griseus* Dam. (D'après G. Elliot-Smith.) — H., hippocampe ; *p*H., parahippocampe ; N., neopallium ; *a. p.*, *area piriformis* ; H*p.*, *hypopallium* ; Ps., *palaeostriatum* ; *v.*, ventricule ; T*h.*, *thalamus*.

couche de cellules constituant le cortex de cette dernière se

reploie en dedans et vient tapisser le plancher, formant une saillie volumineuse, du ventricule latéral. Cette couche de cellules ganglionnaires intérieures, mais d'origine incontestablement corticale, ainsi que l'a bien démontré ELLIOT-SMITH (Voir fig. 227 et 228), existe chez le *Sphenodon* sur toute la longueur de l'hémisphère, présentant seulement, tout à fait en arrière, une sorte de fragmentation. ELLIOT-SMITH lui a donné le nom d'*hypopallium*, et on pourrait aussi bien lui donner celui d'*epistriatum* si EDINGER n'avait employé ce terme dans des sens différents et contradictoires, qui en rendent aujourd'hui l'usage sujet à confusion.

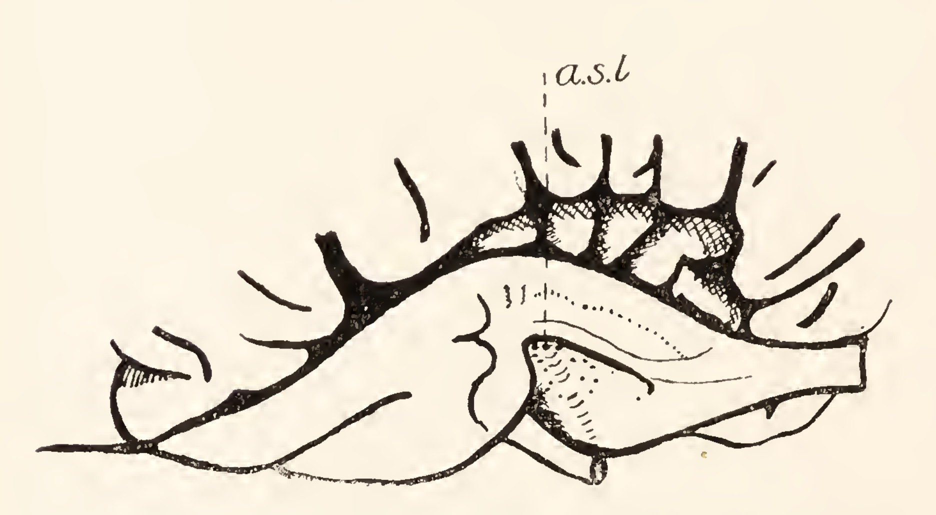


Fig. 229. — Point d'entrée de l'artère striée latérale (*a. s. l.*) chez la Girafe *Girafa camelopardalis* L. (n° 1911-322 ♂). G. N.

Notons qu'au point même où la couche corticale se replie pour constituer l'*hypopallium* pénètre dans le cerveau l'artère striée latérale qui s'épanouit dans la substance blanche séparant l'*hypopallium* du *palaeostriatum* (Voir fig. 227).

Ceci va maintenant nous permettre de comprendre l'origine et la signification des noyaux gris centraux des Mammifères.

Le *palaeostriatum* correspond au *globus pallidus*, à une partie du *putamen* et à la tête du noyau caudé. L'*hypopallium* reptilien correspond au reste du *putamen*, à la presque totalité du noyau caudé et au *claustrum*.

Quant à l'artère striée latérale, c'est celle dont on voit chez les Mammifères, pénétrer les branches entre le tubercule olfactif et le *tractus olfactorius lateralis*, se subdivisan

dans la capsule interne (artère de l'hémorragie cérébrale de CHARCOT) (Voir p. 134 et fig. 229).

Ces interprétations sont, comme nous allons le voir, pleinement corroborées par les données de l'embryologie.

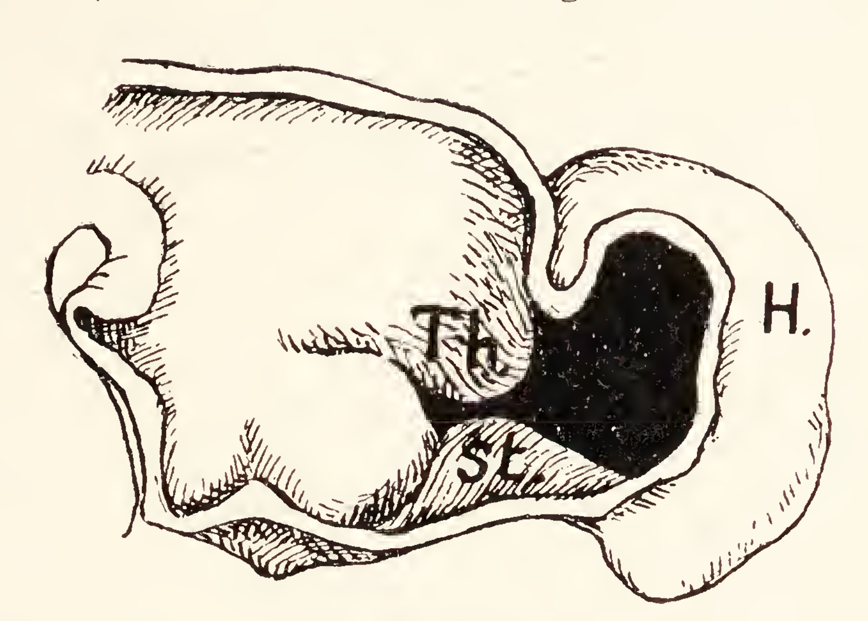


Fig. 230. — Le développement du corps strié. Embryon de Porc de 3 centimètres. (D'après PRENANT.) — H., hémisphère ; Th., *thalamus* ; st., *palaeostriatum*.

IV. — Développement ontogénique.

Ce que nous savons du développement des ganglions basaux est pourtant très insuffisant. Le point de vue macroscopique de cette ontogénie a surtout été étudié par W. HIS, MARCHAND et MIHALKOWICZ.

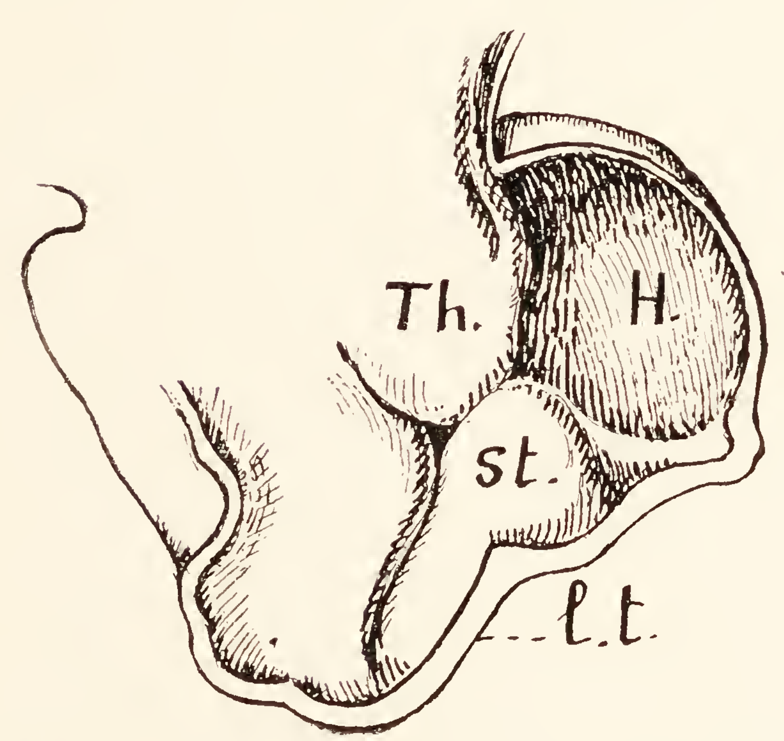


Fig. 231. — Le développement du corps strié. Embryon humain de quatre semaines et demie. (D'après W. HIS.) — H., hémisphère ; Th., *thalamus* ; st., *palaeostriatum* ; l. t., *lamina terminalis*.

Chez un embryon très jeune d'Homme ou de tout autre Mammifère euthérien (Voir fig. 230 et 231), il existe un épaississement marqué de la paroi inféro-externe de l'hémisphère et qui correspond à une dépression marquant la place du futur territoire central sur cette paroi. Cet épaississement a la forme d'un cône à sommet émoussé et à très

large base. Il correspond au *palaeostriatum*, qui, comme nous l'avons vu, existe seul chez les Poissons.

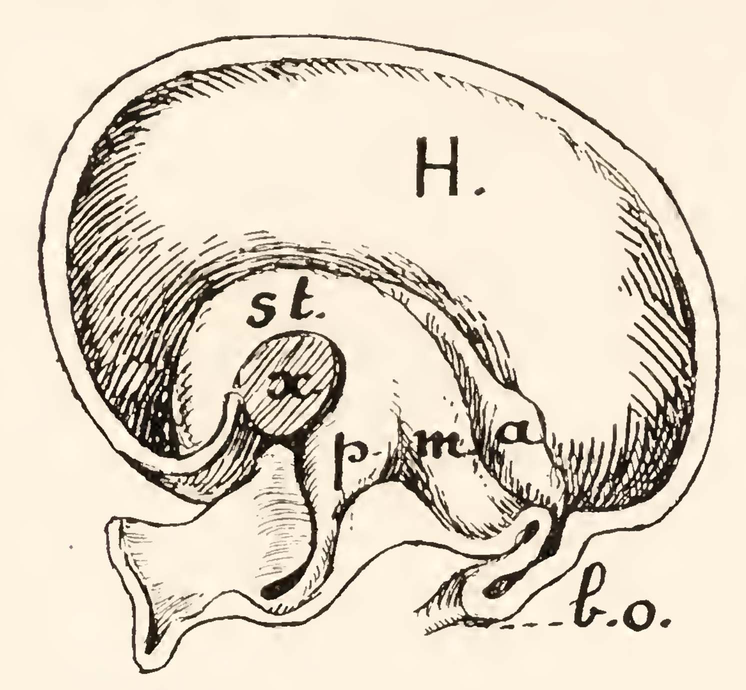


Fig. 232. — Le développement du corps strié. Embryon humain au début du troisième mois. — H., hémisphère ; *b. o.*, bulbe olfactif ; *st.*, corps strié ; *p. m. a.*, ses branches postérieure, moyenne et antérieure ; *x*, son point d'attache (sectionné) au *thalamus*.) D'après W. His.)

Dans le courant du deuxième mois, chez l'Homme, l'éminence en question augmente considérablement de taille et subit d'importantes modifications : 1° elle s'étend en avant et en arrière, se recourbant pour former un arc à concavité inférieure ; 2° elle se divise en avant en trois branches : une postérieure qui s'étend jusqu'à l'infundibulum, contiguë à la lame terminale ; une moyenne qui répond au lobe olfactif postérieur ; une antérieure qui répond à la paroi supérieure de la cavité du lobe olfactif ; 3° elle s'élève jusqu'à venir (partie moyenne,) *x* toucher le bord inférieur du *thalamus*, avec lequel elle se soude peu à peu (Voir fig. 232).

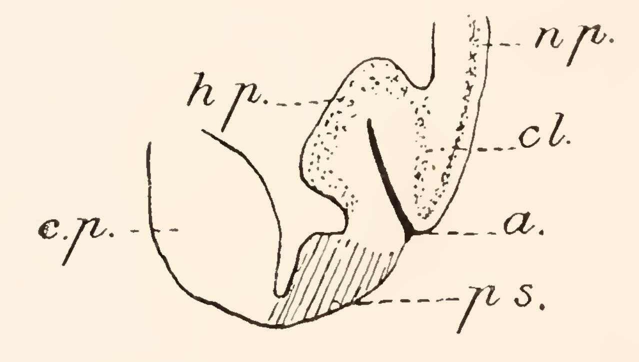


Fig. 233. — Coupe transversale de l'hémisphère droit d'un fœtus humain de quatre mois. (D'après G. Elliot-Smith.) — *np.*, *neopallium* ; *cl.*, *claustrum* ; *a.*, artère striée latérale ; *ps.*, *palaeostriatum* ; *hp.*, *hypopallium* ; *c. p.*, corps paraterminal.

L'augmentation de volume de l'éminence primitive, qui débute dans le courant du deuxième mois et se continue par la suite, est due à la constitution de l'*hypopallium*, aux dépens duquel se forment la partie externe du *putamen*, la presque totalité du noyau caudé moins la tête et le *claustrum*. Chez un

fœtus humain de quatre mois, on voit nettement le cortex rhinencéphalique se replier sur lui-même au niveau du point d'entrée de l'artère striée latérale et donner naissance à un

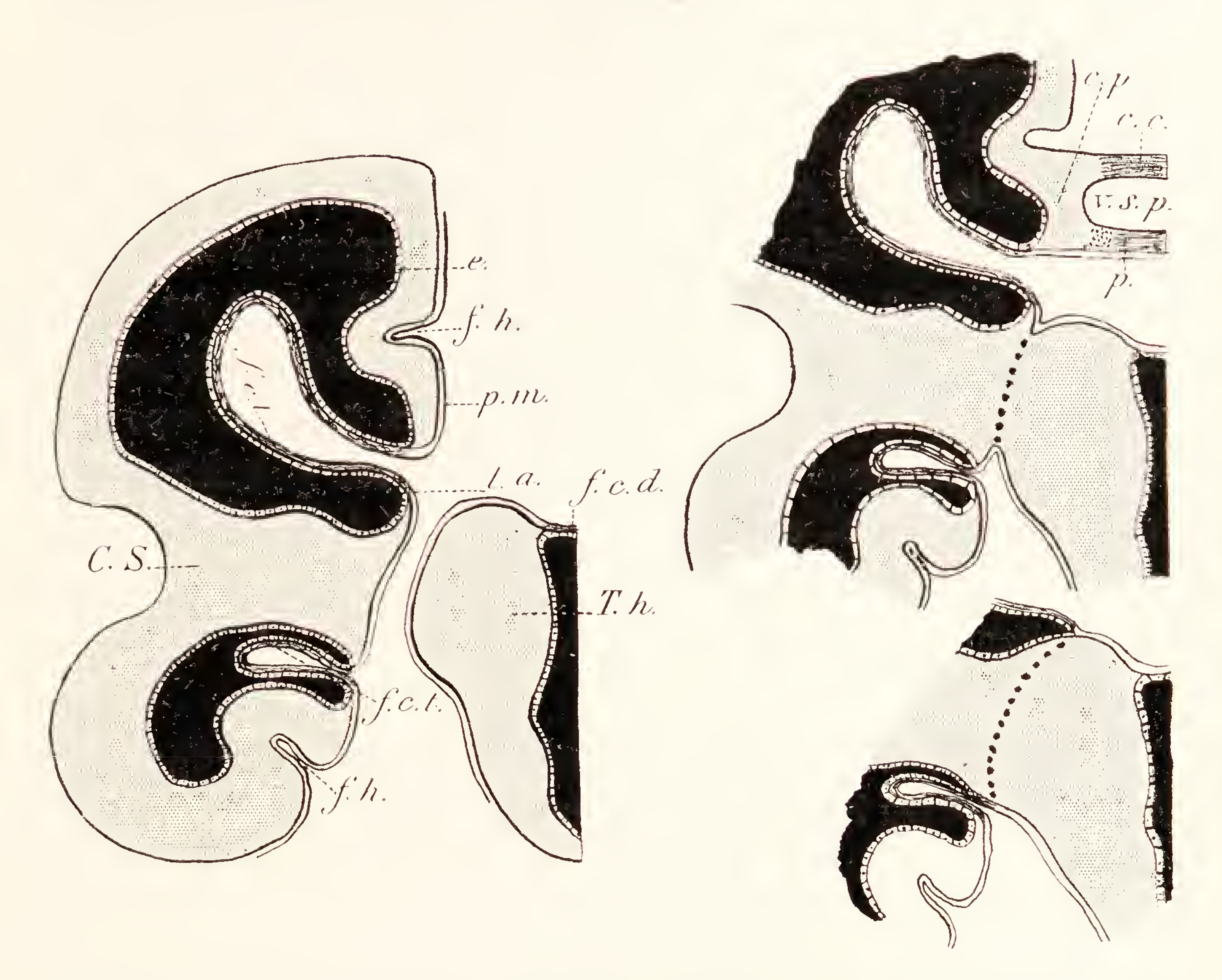


Fig. 234. — Schéma destiné à montrer comment s'établit l'union du corps strié (C. S.) et du *thalamus* (*Th.*). A gauche, le corps strié et le *thalamus* ne sont pas encore unis. A droite, en haut, l'union s'est accomplie, mais la *lamina affixa* (*l. a.*) est encore libre. A droite, en bas, la *lamina affixa* a perdu sa liberté. — *e.*, épendyme ; *f. h.*, *fissura hippocampi* ; *p. m.*, pie-mère ; *f. c. t.*, formation choroïdienne télencéphalique ; *f. c. d.*, formation choroïdienne diencéphalique ; *c. p.*, corps paraterminal ; *c. c.*, corps calleux ; *p.*, *psalterium* ; *v. s. p.*, ventricule du *septum pellucidum*.

véritable *hypopallium* analogue à celui des Reptiles et dont le début deviendra le *claustrum*.

La tête du noyau caudé se développe aux dépens du prolongement moyen de l'éminence primitive (*palaeostriatum*) ; le reste de cette dernière donnera le *globus pallidus*, ainsi que les parties interne et moyenne du *putamen*.

La soudure de la partie moyenne (voir fig. 232, *x*) de l'éminence striée avec le *thalamus* est un des processus les plus remarquables et les plus mal connus de l'ontogénie de l'encéphale. Il paraît pouvoir s'expliquer, comme VIALLETON l'a indiqué, par l'accroissement considérable du télencéphale d'avant en arrière, qui vient ainsi emboîter, entre ses deux vésicules, le diencéphale et lui adhère d'une façon si étroite que la pie-mère ne peut prendre entre eux son développement normal et qu'il en résulte une continuité de substance entre les deux noyaux (1). La figure 234 rend compte des différents stades supposés de cette soudure, complétant en même temps nos données précédentes (voir p. 147 et 148) sur la limite réelle du télencéphale et du diencéphale du côté de la face mésiale et nos explications relatives à la compréhension de la fissure choroïdienne ou fente de Bichat.

La brièveté du chapitre consacré aux noyaux gris du télencéphale montre bien que leur connaissance n'est encore qu'à ses débuts.



J'ai dit, en commençant, que le but de cet ouvrage était avant tout de constituer une introduction, non pas à l'étude, puisqu'il implique la connaissance des données classiques d'anatomie cérébrale, mais à la compréhension de la morphologie télencéphalique des Mammifères en général et des Primates en particulier.

Je voudrais être bien compris : utilisant les résultats des recherches des autres tout autant que ceux des miennes

(1) Certains auteurs (MIRTO, STRASSER, SPATZ) ont considéré que la soudure se faisait entre le *putamen* et le *globus pallidus*, d'où il résulterait que ce dernier dût être rattaché au diencéphale.

propres, je n'ai pas voulu faire plus que d'apporter peut-être quelques lumières à un ensemble de problèmes réputés parmi les plus difficiles de l'anatomie. Je n'ai nullement eu la prétention d'en avoir dissipé toutes les obscurités.

Arrivé au terme de ma tâche, il me semble que le principal résultat de mon travail aura été de mettre en relief au moins une certaine partie de tout ce qu'il nous manque encore de connaître pour comprendre la morphologie du télencéphale mammalien.

Je souhaite que le lecteur partage mon sentiment. Il m'a toujours semblé que le plus mauvais livre était celui qui essayait de donner l'illusion d'une œuvre définitive.

INDEX ALPHABÉTIQUE
DES NOMS D'AUTEURS CITÉS


WELLCOME
LIBRARY
INSTITUTE
UNIVERSITY
COLLEGE
LONDON.

2285-26. — CORBEIL. IMPRIMERIE CRÉTÉ. (12-27).


AD LVCEM